



**HAL**  
open science

# Étude de l'équation limite d'un modèle de neurones en interactions

Quentin Cormier

► **To cite this version:**

Quentin Cormier. Étude de l'équation limite d'un modèle de neurones en interactions. Probabilités [math.PR]. 2017. hal-01635840

**HAL Id: hal-01635840**

**<https://inria.hal.science/hal-01635840>**

Submitted on 15 Nov 2017

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# Étude de l'équation limite d'un modèle de neurones en interactions

Quentin Cormier

Mémoire encadré par Etienne Tanré et Romain Veltz

15 novembre 2017

## 1 Introduction

Dans ce mémoire, on se propose d'étendre l'étude d'un modèle de réseaux de neurones introduit par De Masi, Galves, Löcherbach et Pressutti [De Masi et al., 2015].

Dans notre extension, pour tout  $N \geq 1$ , le modèle est constitué de  $2N$  neurones,  $N$  neurones sont de type excitateurs, et  $N$  neurones de type inhibiteurs. Soit  $(N_E^j(ds, dz))_{j=1\dots N}$  et  $(N_I^j(ds, dz))_{j=1\dots N}$  une famille de  $2N$  mesures de Poissons i.i.d. sur  $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+$ , d'intensités  $dsdz$ . Soit  $(X_0^{j,N})_{j=1\dots N}$ ,  $(Y_0^{j,N})_{j=1\dots N}$  une famille de  $2N$  variables aléatoires sur  $\mathbb{R}$ , indépendantes des mesures de Poisson.

On s'intéresse au processus *càdlàg*  $(X_t^{j,N}, Y_t^{j,N})_{j=1\dots N}$ , solution du système d'équations différentielles stochastiques suivant :

$$(1) \quad \left\{ \begin{array}{l} X_t^{i,N} = X_0^{i,N} + \int_0^t b_E(X_s^{i,N}) ds + \frac{C_{EE}}{N} \sum_{j \neq i} \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbb{1}_{\{z \leq f_E(X_{s-}^{j,N})\}} N_E^j(ds, dz) \\ \quad - \frac{C_{IE}}{N} \sum_{j \neq i} \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbb{1}_{\{z \leq f_I(Y_{s-}^{j,N})\}} N_I^j(ds, dz) - \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} X_{s-}^{i,N} \mathbb{1}_{\{z \leq f_E(X_{s-}^{i,N})\}} N_E^i(ds, dz) \\ Y_t^{i,N} = Y_0^{i,N} + \int_0^t b_I(Y_s^{i,N}) ds + \frac{C_{EI}}{N} \sum_{j \neq i} \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbb{1}_{\{z \leq f_E(X_{s-}^{j,N})\}} N_E^j(ds, dz) \\ \quad - \frac{C_{II}}{N} \sum_{j \neq i} \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbb{1}_{\{z \leq f_I(Y_{s-}^{j,N})\}} N_I^j(ds, dz) - \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} Y_{s-}^{i,N} \mathbb{1}_{\{z \leq f_I(Y_{s-}^{i,N})\}} N_I^i(ds, dz) \end{array} \right.$$

Dans cette équation,  $C_{EE}, C_{EI}, C_{IE}$  et  $C_{II}$  sont des constantes positives,  $b_E$  et  $b_I$  sont des fonctions réelles alors que  $f_E$  et  $f_I$  sont des fonctions des réels à valeur dans les réels positifs.

Cette équation (1) s'interprète de la façon suivante :  $(X_t^{i,N})_{i=1\dots N}$  représente les potentiels électriques des neurones de type excitateur et  $(Y_t^{i,N})_{i=1\dots N}$  représente les potentiels des neurones inhibiteurs.

Les neurones  $(X_t^{i,N})$  (respectivement  $(Y_t^{i,N})$ ) émettent des potentiels d'actions aléatoirement, selon un processus de Poisson non homogène d'intensité  $f_E(X_t^{i,N})$  (respectivement  $f_I(Y_t^{i,N})$ ). Ainsi, plus  $f_E(X_t^{i,N})$  est grand, plus le neurone excitateur  $i$  a de chance d'émettre un potentiel d'action entre  $t$  et  $t + dt$ .

Au moment où un neurone (excitateur ou inhibiteur) émet un potentiel d'action, son potentiel retourne à une valeur de repos, prise ici nulle.

Lorsque l'un de ces neurones excitateurs émet un potentiel d'action, tous les autres neurones voient leur potentiel augmenter : d'une valeur  $C_{EE}/N$  pour les neurones excitateurs, et d'une valeur  $C_{EI}/N$  pour les neurones inhibiteurs. De la même façon, lorsqu'un neurone inhibiteur émet un potentiel d'action, tous les autres neurones voient leur potentiel diminuer, d'une valeur  $C_{IE}/N$  pour les neurones excitateurs et de  $C_{II}/N$  pour les neurones inhibiteurs.

On cherche à comprendre le comportement des solutions de (1) lorsque  $N$ , le nombre de neurones excitateurs et inhibiteurs, tend vers l'infini. On s'intéresse donc à l'équation limite associée à (1) : il s'agit de l'équation (4), dite de McKean-Vlasov.

Ce mémoire propose une étude auto-contenue de l'équation limite associée à l'équation (1). Cette équation limite (équation (4)) est présentée dans la partie 2.2.

## 1.1 Contexte mathématique

Lorsque  $C_{EI} = C_{II} = C_{IE} = 0$ , l'équation (1) correspond au modèle introduit par [De Masi et al., 2015]. Il n'y a pas de neurones inhibiteurs dans ce cas. Dans cet article, on fait l'hypothèse que les conditions initiales  $(X_0^{i,N})_{i=1\dots N}$  sont toutes à support compact. Le terme de dérive  $b_E(x)$  est de la forme :

$$(2) \quad b_E^i(x^{1,N}, \dots, x^{N,N}) = -\lambda(x^i - \bar{x}),$$

où  $\bar{x} = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N x^j$ . Quelques hypothèses sont faites sur la fonction de taux de saut  $f_E : \mathbb{R}_+ \mapsto \mathbb{R}_+$  : elle est supposée croissante, nulle en 0 et ne doit pas être "plate", condition qui est décrit formellement dans l'article.

Sous ces hypothèses, les auteurs commencent par montrer existence et unicité faible d'une solution au système de particules de  $N$  neurones excitateurs. Ils démontrent ensuite existence et unicité faible d'une solution pour l'équation limite associée puis enfin convergence faible de la mesure empirique vers la loi de la solution de l'équation limite.

Ces résultats ont été étendus par Fournier et Löcherbach [Fournier and Löcherbach, 2016]. En utilisant des méthodes différentes (essentiellement du calcul stochastique discontinu), les auteurs ont pu, au prix de difficultés techniques supplémentaires, supprimer la condition de support compact pour les conditions initiales. Les résultats d'existence et d'unicité le sont tous deux au sens fort. Les auteurs ont également proposé une analyse en temps long de l'équation limite. Ils ont étudié les distributions invariantes (toujours dans le cas d'une dérive de la forme (2)) et ont dans certains cas prouvé la convergence vers la distribution invariante.

Parmi les modèles les plus étudiés en neurosciences, on trouve le modèle "intègre-et-tire". Dans ce modèle, les neurones émettent un potentiel d'action au moment précis où le potentiel électrique atteint un seuil fixe  $\theta_E$ . Les instants de spikes des neurones excitateurs correspondent donc simplement aux temps d'atteintes du seuil de décharge  $\theta_E$ . On retrouve formellement ce modèle en prenant dans notre équation (1)  $f_E$  et  $f_I$  de la forme suivante :

$$f_E(x) := +\infty \mathbb{1}_{\{x \geq \theta_E\}}, \quad f_I(x) := +\infty \mathbb{1}_{\{x \geq \theta_I\}}$$

C'est pour cette raison que le modèle étudié ici est parfois appelé en neurosciences "Generalized Integrate and Fire" (GIF).

Toujours dans le cas purement excitateur ( $C_{EI} = C_{II} = C_{IE} = 0$ ) le modèle intègre-et-tire classique (avec ajout d'une diffusion brownienne) a fait l'objet d'une étude rigoureuse par Cáceres, Carrillo, et Perthame [Cáceres et al., 2011] en utilisant des méthodes EDP, puis un peu après par Delarue, Inglis, Rubenthaler et Tanré [Delarue et al., 2015]. L'étude est délicate car l'existence et l'unicité d'une solution de l'équation limite ne sont vraies que si la condition initiale n'est trop près du seuil de décharge  $\theta_E$  et que si le terme d'interactions en  $\frac{C_{EE}}{N}$  n'est pas trop grand ( $C_{EE}$  suffisamment petit). Autrement, la solution explose en un temps fini.

Comme nous le verrons, dans notre cas, sous certaines hypothèses sur les fonctions de taux de sauts  $f_E$  et  $f_I$ , le comportement en temps long de la solution de l'équation limite (4) est très bien contrôlé : le taux de saut moyen est en effet uniformément borné en temps par une constante (théorème 2). Ce résultat reste vrai même lorsque il n'y a pas d'inhibiteurs ( $C_{EI} = C_{II} = C_{IE} = 0$ ). Il s'agit de la différence de comportement majeur entre les deux modèles. De plus, nous verrons que la borne théorique obtenue sur l'activité moyenne des neurones, comparée aux simulations numériques se révèle excellente : on observe empiriquement un faible écart entre la borne obtenue au théorème 2 et le maximum de  $\mathbb{E} f_E(X_t)$  obtenu numériquement après simulation du système de particules (1).

Pour prouver l'existence et l'unicité d'une solution forte de l'équation limite (4), nous proposons d'utiliser ici une méthode de point fixe inspirée par [Sznitman, 1991]. Cette méthode est très différente dans l'esprit des méthodes utilisées par [De Masi et al., 2015] et par [Fournier and Löcherbach, 2016]. En effet celles-ci s'appuient sur une analyse au préalable des solutions du système de particules, puis "transfèrent" de l'information du système de particules vers l'équation limite, par le truchement de la mesure empirique associée au système de particules.

Dans notre cas, nous ignorons complètement le système de particules (1). Nous ne prouvons même pas que ce système a une solution : nous travaillons directement sur l'équation limite. Ceci a l'avantage de produire des preuves plus directes. En contrepartie, on ne prouve pas de résultat de propagation du chaos.

## 1.2 Contexte biologique

Le néocortex est considéré comme la partie centrale du cerveau et est impliqué dans la perception des sens, la conscience, le raisonnement spatial ou encore le langage. Il présente une structure complexe. Il est composé principalement de neurones pyramidaux de type excitateurs. Ils représentent de l'ordre de 80% des neurones du néocortex. Le reste de la masse neurale est constituée d'inter-neurones de type inhibiteurs, de formes et de natures variées [Markram et al., 2004].

Les neurones communiquent par le biais de leurs synapses. On met souvent en avant la nature électrique des neurones, en référence à la différence de potentiels que l'on peut mesurer entre l'intérieur et l'extérieur du corps d'un neurone. La variation temporelle du potentiel électrique des neurones a fait l'objet de nombreuses études *in vitro* et *in vivo*.

Les neurones peuvent émettre des potentiels d'actions (ou *spikes*). Cela correspond à une variation brutale de leur potentiel électrique. Lorsqu'un neurone émet un potentiel d'action (on parle de neurone *pré-synaptique*), celui-ci se propage à travers son *axone* et rejoint ses synapses, situées à l'extrémité de l'axone. Ce potentiel d'action peut alors déclencher une réaction chimique complexe au niveau des synapses. Des neurotransmetteurs sont libérés par les synapses et capturés par les dendrites des neurones voisins (neurones dit *post-synaptiques*). Finalement, les neurones post-synaptiques voient leur potentiel électrique augmenter ou diminuer suivant la nature du neurone pré-synaptique.

L'axone et les synapses d'un neurone sont orientés : le potentiel d'action ne peut se propager que du neurone pré-synaptique vers le neurone post-synaptique.

Si le neurone pré-synaptique est de type excitateur, un potentiel d'action aura tendance à faire augmenter les potentiels des neurones post-synaptiques. Au contraire, si le neurone pré-synaptique est de type inhibiteur ses potentiels d'actions feront décroître les potentiels de ses voisins.

L'objectif ici est de mettre en avant des effets globaux ("macroscopiques" ou "mésoscopiques") à partir d'un modèle "microscopique" de neurones. On s'intéressera ainsi à des questions du type : comment l'activité globale des neurones excitateurs évolue avec le temps ? Cette activité peut-elle exploser en temps fini ? Au contraire est-elle bornée par une constante en tout temps ? L'activité se stabilise-t-elle en temps long ? Ou bien, est-elle oscillante ? Qu'en est-il de l'activité des neurones inhibiteurs ?

Toutes ces questions concernent l'activité d'une population de neurones alors que le modèle ici étudié est de type "microscopique" : l'équation (1) décrit l'évolution des potentiels électriques de chacun des neurones du réseau. Pour répondre à ces questions, il faut donc utiliser des techniques mathématiques permettant de "changer d'échelle" : on utilise pour cela la théorie de McKean-Vlasov, et c'est ce qui nous amène à étudier l'équation limite (4).

Le mécanisme d'évolution du potentiel électrique d'un neurone est assez bien compris (voir [Hodgkin and Huxley, 1952]) mais les équations qui permettent de rendre compte de l'évolution précise du potentiel électrique d'un neurone sont compliquées et il est difficile dans ce cadre de définir ce qu'est un potentiel d'action. On préfère souvent les simplifier de la façon suivante : plus un neurone a un potentiel électrique important, plus il a de chance d'émettre un potentiel d'action. Un potentiel d'action est un signal très marqué temporellement : il présente une grande amplitude et ne dure au plus que quelques millisecondes. On résume souvent l'information d'un potentiel d'action par le temps auquel le potentiel d'action s'est déclenché.

Toutes ces considérations nous amènent logiquement au modèle GIF présenté. Celui-ci a fait l'objet de nombreuses études numériques, comme dans [Schwalger et al., 2017].

## 1.3 Plan du mémoire

On commence par présenter de manière informelle le modèle de neurone GIF. En particulier on explique le rôle des mesures de Poisson sur  $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+$ . En section 2.2 nous décrivons les deux résultats mathématiques obtenus : l'existence et l'unicité d'une solution en tout temps pour le système limite, et le contrôle en temps long des taux de sauts. Les parties 3 et 4 présentent les preuves de ces deux théorèmes. Partie 5, nous proposons une illustration numérique de ce travail. On comparera la borne théorique obtenue au théorème

2 avec l'activité du réseau de taille finie simulée numériquement. On montrera également que l'activité des neurones présente une dynamique riche où il est possible d'obtenir des oscillations.

## 2 Modèle étudié et principaux résultats

### 2.1 Présentation informelle du modèle

On modélise le potentiel d'un neurone  $V_t$  à l'aide d'une mesure aléatoire de Poisson  $N$ , d'intensité  $dsdz$  sur  $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+$ .

Soit  $f$  une fonction de  $\mathbb{R} \mapsto \mathbb{R}_+$  telle que  $\forall x \leq 0, f(x) = 0$ .

La fonction  $f$  modélise le "taux de saut" du neurone : celui-ci émettra un potentiel d'action selon un processus de Poisson d'intensité  $f(V_t)$ . Cette intensité change avec le temps : on parle de processus de Poisson non homogène. Ainsi plus  $f(V_t)$  est grand, plus la probabilité que le neurone émette un potentiel d'action entre  $t$  et  $t + dt$  est importante.

Quand le neurone émet un potentiel d'action, son potentiel retourne à la valeur 0. Entre deux sauts le potentiel du neurone vérifie l'EDO suivante :

$$dV_t = b(V_t)dt + K_t dt,$$

où  $b$  est un terme de dérive (par exemple un terme de rappel vers 0 :  $b(x) = -\lambda x$ ) et  $t \mapsto K_t$  représente un signal *externe* appliqué au neurone :  $K_t$  permet par exemple de modéliser le signal des autres neurones du réseau.

Les trajectoires de  $V$  sont *càdlàg* (continues à droite, limitées à gauche) : elles sautent et prennent la valeur 0 au moment d'un spike.

Ainsi, le potentiel du neurone vérifie l'équation différentielle stochastique suivante :

$$(3) \quad V_t = V_0 + \int_0^t b(V_s)ds + \int_0^t K_s ds - \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} V_{s-} \mathbb{1}_{\{z \leq f(V_{s-})\}} N(ds, dz)$$

Pour déterminer le prochain instant de spike de  $V_t$ , on utilise la mesure de Poisson  $N = \sum_{i \geq 0} \delta_{(T_i(\omega), Z_i(\omega))}$ . Ainsi pour savoir si le point  $(T_i(\omega), Z_i(\omega))$  de la mesure de Poisson correspond à un spike à l'instant  $T_i(\omega)$ , on regarde si  $Z_i \leq f(V_{T_i-})$ . Dans ce cas on *accepte* le point  $(T_i(\omega), Z_i(\omega))$  et  $T_i(\omega)$  correspond bien à un instant de spike du neurone. On a alors  $V_{T_i} = 0$  : le potentiel du neurone prend la valeur 0 après le spike.

Cette écriture des sauts à l'aide de la mesure  $N$  permet de décrire les instants de spikes, régis par un processus de Poisson non homogène d'intensité  $f(V_t)$ , à partir d'un processus de Poisson homogène, d'intensité  $dsdz$  sur  $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+$ . En annexe, on établit formellement le lien entre les processus de Poisson non homogènes en dimension 1, et les mesures aléatoires de Poisson en dimension 2.

Ce lien permet d'interpréter les termes de la forme :  $\int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbb{1}_{\{z \leq f(V_s)\}} N(ds, dz)$  comme des "processus de Poissons non homogènes, d'intensités  $f(V_t)$ ". On rajoute des guillemets dans la phrase précédente car celle-ci n'a pas vraiment de sens mathématique :  $t \mapsto f(V_t)$  est une fonction aléatoire et par conséquent on ne rentre pas dans le cadre des processus de Poisson non homogènes tels que présentés dans l'annexe. Pour montrer que le potentiel  $t \mapsto V_t$  est bien défini, on doit montrer que l'équation (3) a bien une unique solution forte en tout temps. C'est le rôle de notre premier théorème, un théorème d'existence et d'unicité d'une solution pour l'équation limite.

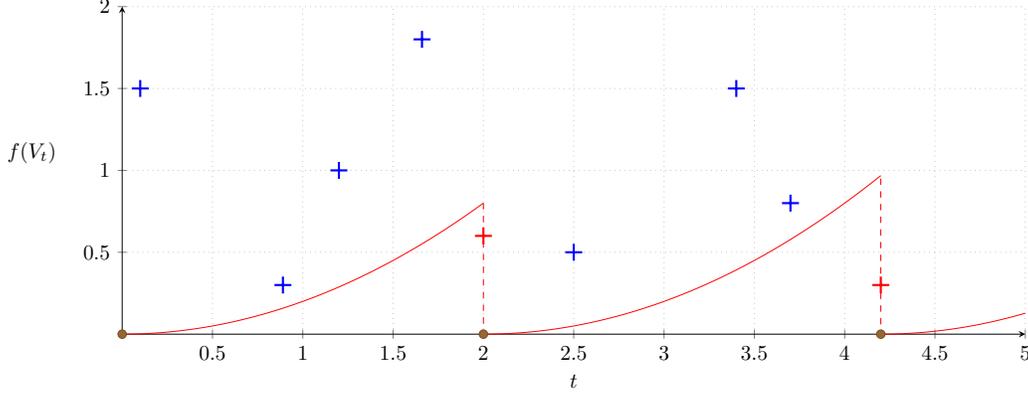


FIGURE 1 – Une trajectoire de  $t \mapsto f(V_t)$ . Le nuage de points correspond à la mesure de Poisson  $N(\omega)$ . Lorsqu'un point  $(T_i(\omega), Z_i(\omega))$  de la mesure se trouve sous la courbe  $t \mapsto f(V_t)$ , le neurone émet un potentiel d'action au temps  $T_i(\omega)$ . On a alors  $V_{T_i(\omega)} = 0$  : le potentiel du neurone retourne à une valeur de repos, prise ici comme étant 0.

## 2.2 L'équation non linéaire et principaux résultats

Soit  $(\Omega, \mathcal{F}, (\mathcal{F}_t)_{t \geq 0}, \mathbb{P})$  un espace de probabilité vérifiant les conditions habituelles, fixé dans toute la suite.

Sur cet espace on considère  $N_E(ds, dz)$  et  $N_I(ds, dz)$  deux mesures de Poisson indépendantes, toutes deux d'intensité  $dsdz$  sur  $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+$ . Soient également  $X_0$  et  $Y_0$  deux variables aléatoires à valeurs dans  $\mathbb{R}$ , distribuées respectivement selon  $g_0$  et selon  $h_0$ . On suppose que  $(X_0, Y_0, N_E, N_I)$  sont indépendants.

On considère le système d'équations suivant, non linéaire au sens de McKean :

$$(4) \quad \begin{cases} X_t = X_0 + \int_0^t b_E(X_s) ds + \int_0^t \{C_{EE} \mathbb{E} f_E(X_s) - C_{IE} \mathbb{E} f_I(Y_s)\} ds - \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} X_{s-} \mathbb{1}_{\{z \leq f_E(X_{s-})\}} N_E(ds, dz) \\ Y_t = Y_0 + \int_0^t b_I(Y_s) ds + \int_0^t \{C_{EI} \mathbb{E} f_E(X_s) - C_{II} \mathbb{E} f_I(Y_s)\} ds - \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} Y_{s-} \mathbb{1}_{\{z \leq f_I(Y_{s-})\}} N_I(ds, dz) \end{cases}$$

**Note :** Cette équation est obtenue formellement à partir de (1) en faisant tendre le nombre de neurones vers l'infini, et en supposant abusivement que la loi forte des grands nombres s'applique, de sorte que les termes de la forme  $\frac{C_{EE}}{N} \sum_{j \neq i} \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbb{1}_{\{z \leq f_E(X_{s-}^{j,N})\}} N_E^j(ds, dz)$  "convergent" formellement vers des termes de la forme  $C_{EE} \int_0^t \mathbb{E} f_E(X_s^{1,N}) ds$ .

Dans tout ce qui suit, on fera les hypothèses suivantes :

**Hypothèses 1.** On suppose que :

1.  $g_0$  et  $h_0$  sont à support compact, c'est-à-dire presque sûrement,  $X_0, Y_0 \in [-K, K]$  pour un certain  $K > 0$ .
2. les fonctions  $f_E$  et  $f_I : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}_+$  vérifient les conditions suivantes :
  - (a)  $f$  est une fonction  $\mathcal{C}^1$  sur  $\mathbb{R}$  telle que  $f(x) = 0$  si  $x \leq 0$ .
  - (b) il existe  $A \geq 0$  tel que :  $f'(x) \geq -A$ .
  - (c)  $\forall A > 0$  on a :

$$\sup_{x \geq 0} Ax |f'(x)| - f^2(x) < \infty$$

- (d)  $\forall A > 0$  :

$$\sup_{x \geq 0} f'(x) - Af(x) < \infty$$

3.  $b_E, b_I : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  sont deux fonctions Lipschitz :

$$\forall x, y \in \mathbb{R} : |b_E(x) - b_E(y)| \leq L_E^b |x - y| \text{ et } |b_I(x) - b_I(y)| \leq L_I^b |x - y|$$

4.  $C_{EE}$ ,  $C_{EI}$ ,  $C_{IE}$  et  $C_{II}$  sont des constantes réelles, positives ou nulles.

**Note :** les hypothèses sur  $f_E$  et  $f_I$  ont été choisies avec en tête  $f_E(x) = (x_+)^p$  et  $f_I(x) = (x_+)^{p'}$ , pour  $p, p' > 1$ . Ces deux fonctions vérifient bien les hypothèses ci-dessus. L'hypothèse 2(d) est la plus forte : elle implique que  $f_E$  et  $f_I$  croient toutes deux de manière sous-exponentielle.

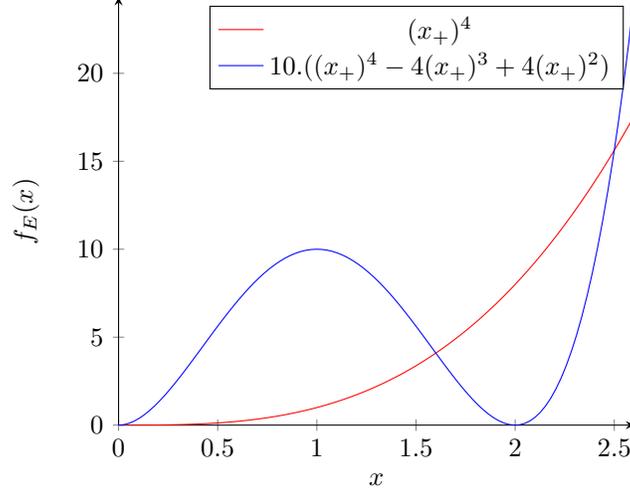


FIGURE 2 – Deux profils possibles pour la fonction de taux de saut  $x \mapsto f_E(x)$ . Contrairement à [De Masi et al., 2015] et à [Fournier and Löcherbach, 2016], nous n'imposons pas de condition de monotonie à  $f_E$  et  $f_I$ . On peut donc imaginer comme pour la courbe bleue une fonction de taux de saut  $f_E$  qui présente un maximum local (ici en  $x = 1$ ) avant de croître en l'infini.

On se fixe maintenant un horizon  $T > 0$  et on cherche à montrer l'existence et unicité de solutions de l'équation (4) sur  $[0, T]$ .

**Définition 1.** *Le processus  $(X_t, Y_t)_{t \geq 0}$  est une solution (forte) de (4) sur  $[0, T]$  si :*

- $\forall t \in [0, T]$ ,  $X_t$  et  $Y_t$  sont  $\mathcal{F}_t$ -mesurables
- presque sûrement  $t \mapsto X_t$  et  $t \mapsto Y_t$  sont càdlàg sur  $[0, T]$
- $\forall t \in [0, T]$ ,  $\mathbb{E} f_E(X_t) < \infty$  et  $\mathbb{E} f_I(Y_t) < \infty$
- presque sûrement,  $(X_t, Y_t)_{t \in [0, T]}$  vérifie l'équation (4)

Notre premier objectif est de montrer, en utilisant une méthode de point fixe, qu'on a existence et unicité forte d'une solution de (4) :

**Théorème 1.** *Pour tout  $T > 0$ , sous les hypothèses 1, on a existence et unicité forte d'une solution de (4), au sens de la définition 1.*

On cherche ensuite à contrôler finement  $\mathbb{E} f_E(X_t)$ . Cette grandeur joue un rôle clé dans le modèle, car elle représente le nombre moyen de potentiels d'actions excitateurs émis par le réseau, par unité de temps. Ce contrôle s'avère très délicat dans le cas où simultanément  $f_E$  et  $f_I$  ne sont pas monotones et le réseau n'est pas purement excitateurs ( $C_{EI}, C_{IE} > 0$ ).

On supposera donc maintenant que  $f_E$  et  $f_I$  sont monotones.

Dans cette situation, le lemme 1, nécessaire à la preuve du théorème 1, montre que  $t \mapsto \mathbb{E} f_E(X_t)$  croît au plus linéairement avec le temps. On peut en fait raffiner ce contrôle et montrer que  $t \mapsto \mathbb{E} f_E(X_t)$  est en fait borné !

Ce résultat reste valable dans le cas où  $C_{EI} = C_{IE} = C_{II} = 0$  (tous les neurones sont de type "excitateur"). C'est un résultat intéressant en lui-même car bien souvent en neurosciences le rôle des neurones inhibiteurs est pensé comme permettant d'empêcher un "emballement" du réseau (homéostasie). Or dans ce modèle l'activité des neurones est contrôlée uniformément en temps, et ceci même lorsque le réseau est de type purement excitateur. Ceci remet donc en question le rôle homéostatique des neurones inhibiteurs, au moins dans ce modèle.

**Théorème 2.** *On suppose les hypothèses 1 satisfaites. On suppose de plus que  $f_E$  et  $f_I$  sont croissantes. Soit  $(X_t, Y_t)_{t \geq 0}$  la solution de l'équation limite (4). Alors il existe une constante  $\nu_E$ , qui ne dépend que de  $b_E$ ,  $f_E$  et de  $C_{EE}$ , telle que :*

$$\mathbb{E} f_E(X_t) \leq \mathbb{E} f_E(X_0) \vee \nu_E$$

*De plus, il existe une constante  $\nu_I$ , qui ne dépend que de  $\nu_E \vee \mathbb{E} f_E(X_0)$ ,  $b_I$ ,  $f_I$  et de  $C_{IE}$ , telle que :*

$$\mathbb{E} f_I(Y_t) \leq \mathbb{E} f_I(Y_0) \vee \nu_I$$

On peut calculer explicitement ces constantes, et chercher à les comparer à ce qu'on obtient en simulant le système de particules (1). Il se trouve que les bornes  $\nu_E$  et  $\nu_I$  s'avèrent dans certains cas excellentes de ce point de vue (voir partie 5).

Le théorème 2 reste valable sans supposer  $f_E$  et  $f_I$  monotones, à condition qu'il n'y ai pas d'interactions entre les neurones inhibiteurs et excitateurs ( $C_{EI} = C_{IE} = 0$ ).

De manière surprenante, la combinaison  $f_E$  et  $f_I$  non monotones et interactions entre les neurones excitateurs et inhibiteurs rends le contrôle de l'activité des neurones excitateurs et inhibiteurs particulièrement délicat.

### 3 Preuve du théorème 1

#### 3.1 Borne a priori pour le taux de saut des excitateurs

On commence par montrer que l'on peut contrôler le taux de saut de toute solution de (4).

**Lemme 1.** *Soit  $(X_t, Y_t)_{t \geq 0}$  une solution de (4) sur  $\mathbb{R}_+$ . Alors, il existe une constante  $C_E \geq 0$ , qui ne dépend que de  $f_E$ ,  $C_{EE}$  et de  $b_E$ , telle que :*

$$(5) \quad \forall t \geq 0, \mathbb{E} f_E(X_t) \leq \mathbb{E} f_E(X_0) + C_E t + AC_{IE} \int_0^t \mathbb{E} f_I(Y_s) ds$$

*De même, il existe une constante  $C_I \geq 0$ , qui ne dépend que de  $f_I$ ,  $C_{II}$  et  $b_I$  telle que :*

$$(6) \quad \forall t \geq 0, \mathbb{E} f_I(Y_t) \leq \mathbb{E} f_I(Y_0) + C_I t + C_{EI} \int_0^t \mathbb{E} f_E(X_s) \mathbb{E} f'_I(Y_s) ds - \frac{1}{2} \int_0^t \mathbb{E} f_I^2(Y_s) ds$$

*Démonstration.* Par la formule d'Itô, on a :

$$f_E(X_t) = f_E(X_0) + \int_0^t f'_E(X_s) b_E(X_s) ds + \int_0^t f'_E(X_s) \{C_{EE} \mathbb{E} f_E(X_s) - C_{IE} \mathbb{E} f_I(Y_s)\} ds - \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} f_E(X_{s-}) \mathbb{1}_{\{z \leq f_E(X_{s-})\}} N(ds, dz)$$

En prenant l'espérance, on obtient :

$$\begin{aligned} \mathbb{E} f_E(X_t) &= \mathbb{E} f_E(X_0) + \int_0^t \mathbb{E} f'_E(X_s) b_E(X_s) ds + C_{EE} \int_0^t \mathbb{E} f'_E(X_s) \mathbb{E} f_E(X_s) ds - C_{IE} \int_0^t \mathbb{E} f'_E(X_s) \mathbb{E} f_I(Y_s) ds - \int_0^t \mathbb{E} f_E^2(X_s) ds \\ &\leq \mathbb{E} f_E(X_0) + \int_0^t \mathbb{E} f'_E(X_s) b_E(X_s) ds + C_{EE} \int_0^t \mathbb{E} f'_E(X_s) \mathbb{E} f_E(X_s) ds - \int_0^t \mathbb{E} f_E^2(X_s) ds + AC_{IE} \int_0^t \mathbb{E} f_I(Y_s) ds \end{aligned}$$

En effet, puisque  $f'_E(x) \geq -A$  (hypothèse 2(b)),  $f_I(x) \geq 0$ , et  $C_{IE} \geq 0$  on a :  $-C_{IE} \mathbb{E} f'_E(X_s) \mathbb{E} f_I(Y_s) \leq AC_{IE} \mathbb{E} f_I(Y_s)$ . C'est ici que l'on utilise le fait que  $f'_E \geq -A$ . On pose :

$$R_t := \int_0^t \mathbb{E} f'_E(X_s) b_E(X_s) ds + C_{EE} \int_0^t \mathbb{E} f'_E(X_s) \mathbb{E} f_E(X_s) ds - \int_0^t \mathbb{E} f_E^2(X_s) ds$$

On a :

$$\begin{aligned} R_t &\leq \int_0^t \mathbb{E} |f'_E(X_s)| (|b_E(X_s) - b_E(0)| + |b_E(0)|) ds + C_{EE} \int_0^t \mathbb{E} f'_E(X_s) \mathbb{E} f_E(X_s) ds - \int_0^t \mathbb{E} f_E^2(X_s) ds \\ &\leq L_e^b \int_0^t \mathbb{E} |f'_E(X_s)| |X_s| ds + |b_E(0)| \int_0^t \mathbb{E} |f'_E(X_s)| ds + C_{EE} \int_0^t \mathbb{E} f'_E(X_s) \mathbb{E} f_E(X_s) ds - \int_0^t \mathbb{E} f_E^2(X_s) ds \end{aligned}$$

Dans la dernière inégalité, on a pu enlever la valeur absolue sur  $X_s$  car  $X_s < 0$  entraîne  $f'_E(X_s) = 0$ . On pose alors

$$c_1 := \sup_{x \geq 0} (L_e^b x + |b_E(0)|) |f'_E(x)| - \frac{1}{2} f_E^2(x)$$

D'après l'hypothèse 2(c), on a  $c_1 < \infty$ . Cette constante  $c_1$  ne dépend que de  $f_E$  et de  $b_E$  et on a :

$$\begin{aligned} R_t &\leq c_1 t + C_{EE} \int_0^t \mathbb{E} f'_E(X_s) \mathbb{E} f_E(X_s) ds - \frac{1}{2} \int_0^t \mathbb{E} f_E^2(X_s) ds \\ &\leq c_1 t + C_{EE} \int_0^t \mathbb{E} f'_E(X_s) \mathbb{E} f_E(X_s) ds - \frac{1}{2} \int_0^t \mathbb{E}^2 f_E(X_s) ds \\ &= c_1 t + C_{EE} \int_0^t \mathbb{E} f_E(X_s) (\mathbb{E} f'_E(X_s) - \frac{1}{4C_{EE}} \mathbb{E} f_E(X_s) - \frac{1}{4C_{EE}} \mathbb{E} f_E(X_s)) ds \end{aligned}$$

On a utilisé l'inégalité de Cauchy-Schwarz pour obtenir la dernière inégalité.

Soit :

$$c_2 := \sup_{x \geq 0} f'_E(x) - \frac{1}{4C_{EE}} f_E(x)$$

$c_2 < \infty$  en vertu de l'hypothèse 2(d). En utilisant le fait que pour tout  $y \geq 0$  :

$$y(c_2 - \frac{1}{4C_{EE}} y) \leq C_{EE} c_2^2,$$

on obtient :

$$R_t \leq c_1 t + (C_{EE} \cdot c_2)^2 t$$

Ceci permet d'obtenir le premier résultat en posant  $C_E := c_1 + (C_{EE} \cdot c_2)^2$ . La deuxième inégalité s'obtient de manière similaire.  $\square$

On montre maintenant qu'étant donné un horizon de temps fixé  $T$ , on peut borner l'activité des neurones inhibiteurs et excitateurs par une constante, qui dépend des conditions initiales  $\mathbb{E} f_E(X_0)$  et  $\mathbb{E} f_I(Y_0)$  et de l'horizon  $T$ . Dans le cas où  $f_E$  et  $f_I$  sont croissantes ( $A = 0$ ) ou bien  $C_{EI} = C_{IE} = 0$ , le lemme 2 est sans intérêt : le résultat s'obtient directement à partir du lemme 1.

Ce lemme prend donc son intérêt lorsque les fonctions  $f_E$  et  $f_I$  ne sont pas monotones et qu'il y a une interaction entre les neurones excitateurs et inhibiteurs.

**Lemme 2.** Soit  $T > 0$  et  $(X_t, Y_t)_{t \geq 0}$  une solution de (4) sur  $[0, T]$ . Alors, il existe une constante  $\Theta_T \geq 0$ , qui ne dépend que de  $A, C_{EI}, C_{IE}, f_I$  et  $T$  telle que :

$$\forall t \in [0, T] : \mathbb{E} f_I(Y_t) \leq \mathbb{E} f_I(Y_0) + \Theta_T + t C_T (\mathbb{E} f_E(X_0))$$

où  $C_T$  est la fonction croissante définie par, pour tout  $x \geq 0$  :

$$C_T(x) := \sup_{y \geq 0} C_{EI} \{x + C_E T\} f'_I(y) - \frac{1}{4} f_I^2(y) < \infty$$

A l'aide de l'inégalité (5) du lemme 1, on déduit immédiatement que :

$$\forall t \in [0, T] : \mathbb{E} f_E(X_t) \leq \mathbb{E} f_E(X_0) + C_E t + A C_{IE} \{ \mathbb{E} f_I(Y_0) + \Theta_T + T C_T (\mathbb{E} f_E(X_0)) \} t$$

*Démonstration.* En injectant l'inégalité (5) dans l'inégalité (6), on obtient :

$$\mathbb{E} f_I(Y_t) \leq \mathbb{E} f_I(Y_0) + C_I t + C_{EI} \int_0^t \{ \mathbb{E} f_E(X_0) + C_E s + A C_{IE} \mathcal{G}(s) \} \mathbb{E} f'_I(Y_s) ds - \frac{1}{2} \int_0^t \mathbb{E} f_I^2(Y_s) ds,$$

où  $\mathcal{G}$  est la fonction positive croissante définie par  $\mathcal{G}(s) := \int_0^s \mathbb{E} f_I(Y_u) du$ .

Ainsi  $\mathbb{E} f_I(Y_t) \leq \mathbb{E} f_I(Y_0) + C_I t + M_t + N_t$ , avec :

$$M_t := C_{EI} \{ \mathbb{E} f_E(X_0) + C_{ET} \} \int_0^t \mathbb{E} f'_I(Y_s) ds - \frac{1}{4} \int_0^t \mathbb{E} f_I^2(Y_s) ds,$$

$$N_t := AC_{EI} C_{IE} \mathcal{G}(t) \cdot \int_0^t \mathbb{E} f'_I(Y_s) ds - \frac{1}{4} \int_0^t \mathbb{E} f_I^2(Y_s) ds$$

On déduit immédiatement que  $\forall t \in [0, T] : M_t \leq t C_T (f_E(X_0)) < \infty$ .

En utilisant l'inégalité de Cauchy-Schwarz, on a :

$$\frac{1}{8} \int_0^t \mathbb{E} f_I^2(Y_s) ds \geq \frac{1}{8} \int_0^t \mathbb{E}^2 f_I(Y_s) ds \geq \frac{1}{8t} \mathcal{G}^2(t) \geq \frac{1}{8T} \mathcal{G}^2(t)$$

Donc :

$$N_t \leq \mathcal{G}(t) \{ AC_{EI} C_{IE} \int_0^t \mathbb{E} f'_I(Y_s) ds - \frac{1}{8T} \mathcal{G}(t) \} - \frac{1}{8} \int_0^t \mathbb{E} f_I^2(Y_s) ds$$

Soit  $c := \sup_{y \leq 0} \{ AC_{EI} C_{IE} f'_I(y) - \frac{1}{8T} f_I(y) \} < \infty$ , on a :

$$N_t \leq cT \int_0^t \mathbb{E} f_I(Y_s) ds - \frac{1}{8} \int_0^t \mathbb{E} f_I^2(Y_s) ds$$

Soit finalement  $d := \sup_{y \geq 0} \{ cT f_I(y) - \frac{1}{8} f_I^2(y) \} < \infty$  de sorte que  $N_t \leq d.t$ .

En posant  $\Theta_T := (d + C_I)T$ , on obtient bien le résultat annoncé.  $\square$

### 3.2 Existence et unicité en temps court

On veut procéder comme dans [Sznitman, 1991] et adopter une méthode de point fixe pour montrer le théorème 1.

Soit  $U, T$  deux réels strictement positifs, on considère la classe de fonctions suivante :

$$\mathcal{C}_U^T := \{ u \in \mathcal{C}([0, T], \mathbb{R}_+) : \forall t \in [0, T], u(t) \leq U \}$$

On pose également :  $\mathcal{C}^T = \mathcal{C}([0, T], \mathbb{R}_+)$ . Si  $u \in \mathcal{C}^T$ , on définit :  $\|u\|_{t, \infty} = \sup_{s \in [0, t]} |u(s)|$ .

Soit alors  $\Phi_{U, V}^T$  l'application suivante :

$$\begin{aligned} \Phi_{U, V}^T & : \mathcal{C}_U^T \times \mathcal{C}_V^T \\ (u, v) & \mapsto (\Phi_{U, V}^{e, T}(u, v), \Phi_{U, V}^{i, T}(u, v)) := (t \mapsto \mathbb{E} f_E(X_t^{u, v}), t \mapsto \mathbb{E} f_I(Y_t^{u, v})), \end{aligned}$$

où  $(X_t^{u, v}, Y_t^{u, v})_{t \in [0, T]}$  est la solution de l'EDS linéaire suivante :

$$(7) \quad \begin{cases} X_t^{u, v} = X_0 + \int_0^t b_E(X_s^{u, v}) ds + \int_0^t \{ C_{EE} u_s - C_{IE} v_s \} ds - \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} X_{s-}^{u, v} \mathbb{1}_{\{z \leq f_E(X_{s-}^{u, v})\}} N_E(ds, dz) \\ Y_t^{u, v} = Y_0 + \int_0^t b_I(Y_s^{u, v}) ds + \int_0^t \{ C_{EI} u_s - C_{II} v_s \} ds - \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} Y_{s-}^{u, v} \mathbb{1}_{\{z \leq f_I(Y_{s-}^{u, v})\}} N_I(ds, dz) \end{cases}$$

On utilise cette famille d'applications  $(\Phi_{U, V}^T)_{U, V, T > 0}$  pour montrer l'existence d'une solution de (4) en temps court.

On commence par montrer que les applications  $(\Phi_{U, V}^T)_{U, V, T > 0}$  sont bien définies, c'est-à-dire que l'EDS linéaire (7) admet bien une unique solution sur  $[0, T]$ .

On rappelle que  $X_0$ , et  $Y_0$  sont à support compact. On montre que toute solution de (7) est encore à support compact, et on peut contrôler la taille du support.

**Lemme 3.** Soit  $U, V, T$  trois réels strictement positifs. Soit  $u, v : [0, T] \rightarrow \mathbb{R}_+$  deux fonctions mesurables et telles que  $\forall t \in [0, T], u_t \leq U$  et  $v_t \leq V$ .

Soit  $X_0, Y_0$  deux variables aléatoires réelles dont le support est inclus dans  $[-K, K]$ . On considère  $(X_t^{u,v}, Y_t^{u,v})_{t \in [0, T]}$  une solution de (7).

Alors,  $\forall t \in [0, T]$ , on a presque sûrement :

$$|X_t^{u,v}| \leq (K + C_e t)e^{L_e^b t} \text{ et } |Y_t^{u,v}| \leq (K + C_i t)e^{L_i^b t},$$

où  $C_e = |b(0)| + \max(C_{EE}U, C_{IE}V)$  et  $C_i = |b(0)| + \max(C_{IE}U, C_{II}V)$ .

*Démonstration.* On a :

$$\begin{aligned} X_t^{u,v} &\leq X_0 + \int_0^t |b_E(X_s^{u,v})| ds + C_{EE} \int_0^t u_s ds \\ &\leq K + |b(0)|t + C_{EE}Ut + L_e^b \int_0^t |X_s^{u,v}| ds \\ (8) \quad &\leq K + C_e t + L_e^b \int_0^t |X_s^{u,v}| ds \end{aligned}$$

De plus, en posant  $Z_t^{u,v} = -X_t^{u,v}$ , on a :

$$\begin{aligned} Z_t^{u,v} &\leq K + \int_0^t |b_E(-Z_s^{u,v})| ds + C_{IE} \int_0^t v_s ds + \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} Z_{s-}^{u,v} \mathbb{1}_{\{z \leq f_E(-Z_{s-}^{u,v})\}} N_E(ds, dz) \\ &\leq K + |b(0)|t + C_{IE}Vt + L_e^b \int_0^t |X_s^{u,v}| ds + \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} Z_{s-}^{u,v} \mathbb{1}_{\{z \leq f_E(-Z_{s-}^{u,v})\}} N_E(ds, dz) \\ &\leq K + |b(0)|t + C_{IE}Vt + L_e^b \int_0^t |X_s^{u,v}| ds \end{aligned}$$

En effet, si  $s \geq 0$ ,  $s \leq f_E(-Z_{s-}^{u,v})$  implique que  $f_E(-Z_{s-}^{u,v}) \geq 0$  et donc  $Z_{s-}^{u,v} \leq 0$ .  
Finalement, on obtient  $\forall t \in [0, T]$  :

$$(9) \quad Z_t^{u,v} \leq K + C_e t + L_e^b \int_0^t |Z_s^{u,v}| ds$$

En combinant (8) et (9), on a :

$$|X_t^{u,v}| \leq K + C_e t + L_e^b \int_0^t |X_s^{u,v}| ds$$

On obtient ainsi la première inégalité du lemme en appliquant le lemme de Gronwall. La seconde s'obtient exactement de la même manière.  $\square$

A partir de ce lemme, en utilisant la même méthode que dans la proposition 2 de [Fournier and Löcherbach, 2016], on montre qu'il y a existence et unicité de (7), en tout temps, pour  $u$  et  $v$  comme dans le lemme 3. Ceci montre en particulier que  $\Phi_{U,V}^T$  est bien défini.

**Lemme 4.** Soit  $T, U, V > 0$ ,  $(u, v) \in \mathcal{C}_U^T \times \mathcal{C}_V^T$ .

*D'une part*,  $\Phi_T^U(u, v) \in \mathcal{C}^T \times \mathcal{C}^T$ .

*D'autre part*,

$$\forall t \in [0, T], \mathbb{E} f_E(X_t^{u,v}) \leq \mathbb{E} f_E(X_0) + \{C_E(U) + AC_{IE}V\}t,$$

où  $C_E(U)$  est une constante donnée par  $C_E(U) := \sup_{x \geq 0} (|f'_E(x)|(|b(0)| + C_{EE}U + L_e^b x) - f_E^2(x)) < \infty$ .

*De même*,

$$\forall t \in [0, T], \mathbb{E} f_I(Y_t^{u,v}) \leq \mathbb{E} f_I(Y_0) + \{C_I(U) + AC_{II}V\}t,$$

où  $C_I(U)$  est une constante donnée par  $C_I(U) := \sup_{x \geq 0} (|f'_I(x)|(|b(0)| + C_{EI}U + L_i^b x) - f_I^2(x)) < \infty$ .

*Démonstration.* On commence par montrer que  $t \mapsto \mathbb{E} f_E(X_t^{u,v})$  est continue. C'est une conséquence de la formule d'Itô. En effet, on a :

$$\begin{aligned} \mathbb{E} f_E(X_t^{u,v}) &= \mathbb{E} f_E(X_0) + \int_0^t \mathbb{E} f'_E(X_s^{u,v}) b_E(X_s^{u,v}) ds + \\ &\quad \int_0^t \{C_{EE} u_s \mathbb{E} f'_E(X_s^{u,v}) - C_{IE} v_s \mathbb{E} f'_E(X_s^{u,v})\} ds - \int_0^t \mathbb{E} f_E^2(X_s^{u,v}) ds \end{aligned}$$

Or, sur  $[0, T]$ ,  $(X_s^{u,v}, Y_s^{u,v})_{s \in [0, T]}$  est à support compact. Comme  $f'_E b_E$ ,  $f'_E$  et  $f_E^2$  sont des fonctions continues on peut trouver une constante  $Q$  telle que :

$$\forall x \in \text{Supp}((X_s^{u,v})_{s \in [0, T]}): |f'_E(x) b_E(x)| \leq Q, |f'_E(x)| \leq \sqrt{Q}, f_E^2(x) \leq Q$$

On a donc :

$$\forall t, t' \in [0, T], |\mathbb{E} f_E(X_t^{u,v}) - \mathbb{E} f_E(X_{t'}^{u,v})| \leq (2Q + C_{EE} U \sqrt{Q} + C_{IE} V \sqrt{Q}) |t - t'|,$$

ce qui prouve la continuité de  $t \mapsto \mathbb{E} f_E(X_t^{u,v})$ . La continuité de  $t \mapsto \mathbb{E} f_I(Y_t^{u,v})$  s'obtient de façon identique.

De plus on a, toujours en utilisant la formule d'Itô :

$$\begin{aligned} \mathbb{E} f_E(X_t^{u,v}) &\leq \mathbb{E} f_E(X_0) + \int_0^t \mathbb{E} f'_E(X_s^{u,v}) b_E(X_s^{u,v}) ds + C_{EE} \int_0^t \mathbb{E} f'_E(X_s^{u,v}) U ds - C_{IE} \int_0^t \mathbb{E} f'_E(X_s^{u,v}) v_s ds - \int_0^t \mathbb{E} f_E^2(X_s^{u,v}) ds \\ &\leq \mathbb{E} f_E(X_0) + \int_0^t \mathbb{E} |f'_E(X_s^{u,v})| (|b(0)| + L_e^b |X_s^{u,v}| + C_{EE} U) ds - \int_0^t \mathbb{E} f_E^2(X_s^{u,v}) ds + AC_{IE} V t \\ &\leq \mathbb{E} f_E(X_0) + \{C_E(U) + AC_{IE} V\} t \end{aligned}$$

La deuxième inégalité s'obtient de manière similaire.  $\square$

L'objectif est maintenant de construire trois réels strictement positifs,  $t_0 := \mathcal{T}(\mathbb{E} f_E(X_0), \mathbb{E} f_I(Y_0))$ ,  $U := \mathcal{U}(\mathbb{E} f_E(X_0), \mathbb{E} f_I(Y_0))$  et  $V := \mathcal{V}(\mathbb{E} f_E(X_0), \mathbb{E} f_I(Y_0))$  tels que les deux inégalités suivantes soient vérifiées :

$$(10) \quad \mathbb{E} f_E(X_0) + \{C_E(U) + AC_{IE} V\} t_0 \leq U,$$

$$(11) \quad \mathbb{E} f_I(Y_0) + \{C_I(U) + AC_{II} V\} t_0 \leq V$$

On montre à l'aide du lemme 5 que l'on peut toujours effectuer cette construction. On a alors, en conséquence du lemme 4 :

$$\forall (u, v) \in \mathcal{C}_U^{t_0} \times \mathcal{C}_V^{t_0}, \Phi_{U, V}^{t_0}(u, v) \in \mathcal{C}_U^{t_0} \times \mathcal{C}_V^{t_0}$$

**Lemme 5.** *Il existe trois fonctions  $\mathcal{T} : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+^*$ ,  $\mathcal{U} : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+^*$  et  $\mathcal{V} : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+^*$  telles que les conditions ci-dessous soient satisfaites :*

1.  $\forall a, b \geq 0, a + \{C_E(\mathcal{U}(a, b)) + AC_{IE} \mathcal{V}(a, b)\} \mathcal{T}(a, b) = \mathcal{U}(a, b)$
2.  $\forall a, b \geq 0, b + \{C_I(\mathcal{U}(a, b)) + AC_{II} \mathcal{V}(a, b)\} \mathcal{T}(a, b) \leq \mathcal{V}(a, b)$
3.  $\forall a, b \geq 0$ , les fonctions  $\mathcal{T}(a, \cdot)$  et  $\mathcal{T}(\cdot, b)$  sont décroissantes.

*Démonstration.* On pose :

$$\mathcal{G}(a, b) := C_E^2(a+1) + (AC_{II})^2 + (AC_{IE} b)^2 + 4AC_{IE} \{C_I(a+1) + bC_E(a+1)\}$$

$$\mathcal{V}(a, b) := \frac{AC_{IE} b + AC_{II} + \sqrt{\mathcal{G}(a, b)}}{2AC_{IE}}$$

$$\mathcal{U}(a, b) := a + 1$$

$$\mathcal{T}(a, b) := \frac{1}{C_E(a+1) + AC_{IE} \mathcal{V}(a, b)}$$

On vérifie immédiatement le point 1 et le point 3 du lemme, vérifions le point 2. Soit  $a, b \geq 0$ , on pose  $U := \mathcal{U}(a, b)$ ,  $V := \mathcal{V}(a, b)$ ,  $t_0 := \mathcal{T}(a, b)$ .

Compte tenu de  $U$  et de  $t_0$ , le point 2 se réécrit en :

$$\frac{C_I(a+1) + AC_{II}V}{C_E(a+1) + AC_{IE}V} \leq V - b$$

Cela revient à imposer  $\alpha V^2 + \beta V + \gamma \geq 0$  avec

$$\alpha := AC_{IE}, \quad \beta := C_E(a+1) - AC_{II} - AC_{IE}b, \quad \gamma := -C_I(a+1) - C_E(a+1)b$$

Comme  $\gamma < 0$ , l'équation  $\alpha V^2 + \beta V + \gamma = 0$  a une unique solution positive  $V_0$ , et  $\forall V \geq V_0$ ,  $\alpha V^2 + \beta V + \gamma \geq 0$ .

On a de plus  $V_0 = \frac{-\beta + \sqrt{\Delta}}{2\alpha}$ , avec  $\Delta := \beta^2 - 4\alpha\gamma$ . De plus :

$$-\beta \leq AC_{IE}b + AC_{II}$$

et :

$$\Delta \leq C_E^2(a+1) + (AC_{II})^2 + (AC_{IE}b)^2 + 4AC_{IE}\{C_I(a+1) + bC_E(a+1)\} = \mathcal{G}(a, b)$$

Donc :

$$V_0 \leq \frac{AC_{II} + AC_{IE}b + \sqrt{\mathcal{G}(a, b)}}{2AC_{IE}} = \mathcal{V}(a, b)$$

Ceci montre que la condition 2 est bien satisfaite.  $\square$

Finalement, à l'aide de la construction ci-dessus, l'ensemble  $\mathcal{C}_U^{t_0} \times \mathcal{C}_V^{t_0}$  est stable par  $\Phi_{U,V}^{t_0}$ . On peut maintenant chercher à montrer que  $\Phi_{U,V}^{t_0}$  est contractante. Cela montrera l'existence d'une solution de (4) sur  $[0, t_0]$ .

On munit  $\mathcal{C}_U^t \times \mathcal{C}_V^t$  de la norme suivante :

$$\|(u, v)\|_{t, \infty} = \|u\|_{t, \infty} + \|v\|_{t, \infty}$$

D'après le lemme 3,  $(X_t^{u,v})_{t \in [0, t_0]}$  et  $(Y_t^{u,v})_{t \in [0, t_0]}$  sont à support compact. Soient donc  $x_0$  et  $y_0$  tels que presque sûrement,  $\forall t \in [0, t_0]$  :

$$|X_t^{u,v}| \leq x_0, \quad |Y_t^{u,v}| \leq y_0$$

De plus,  $f_E$  (respectivement  $f_I$ ) est Lipschitz sur  $[0, x_0]$  (respectivement  $[0, y_0]$ ) : on note  $L_e^f$  (respectivement  $L_i^f$ ) sa constante de Lipschitz.

**Lemme 6.** *Sous les hypothèses 1, on a existence d'une solution de l'équation (7) sur  $[0, t_0]$ .*

*Démonstration.* Soit  $(u, v), (\tilde{u}, \tilde{v}) \in \mathcal{C}_U^t \times \mathcal{C}_V^t$ . Un calcul direct montre que :

$$\begin{aligned} \mathbb{E} |X_t^{u,v} - X_t^{\tilde{u}, \tilde{v}}| &\leq \int_0^t \mathbb{E} |b_E(X_s^{u,v}) - b_E(X_s^{\tilde{u}, \tilde{v}})| ds + C_{EE} \int_0^t |u_s - \tilde{u}_s| ds + C_{IE} \int_0^t |v_s - \tilde{v}_s| ds + \\ &\int_0^t \mathbb{E} |X_s^{u,v} - X_s^{\tilde{u}, \tilde{v}}| (f_E(X_s^{u,v}) \wedge f_E(X_s^{\tilde{u}, \tilde{v}})) ds + \\ &\int_0^t \mathbb{E} (f_E(X_s^{u,v}) \vee f_E(X_s^{\tilde{u}, \tilde{v}}) - f_E(X_s^{u,v}) \wedge f_E(X_s^{\tilde{u}, \tilde{v}})) (X_t^u + X_t^v) ds \\ &\leq L_e^b \int_0^t \mathbb{E} |X_s^{u,v} - X_s^{\tilde{u}, \tilde{v}}| ds + C_{EE} \int_0^t |u_s - \tilde{u}_s| ds + C_{IE} \int_0^t |v_s - \tilde{v}_s| ds + \\ &f_E(x_0) \int_0^t \mathbb{E} |X_s^{u,v} - X_s^{\tilde{u}, \tilde{v}}| ds + 2x_0 L_e^f \int_0^t \mathbb{E} |X_s^{u,v} - X_s^{\tilde{u}, \tilde{v}}| ds \end{aligned}$$

En utilisant le lemme de Gronwall, on obtient donc :

$$\mathbb{E} |X_t^{u,v} - X_t^{\tilde{u}, \tilde{v}}| \leq e^{(L_e^b + f_E(x_0) + 2x_0 L_e^f)t} \{C_{EE} \int_0^t |u_s - \tilde{u}_s| ds + C_{IE} \int_0^t |v_s - \tilde{v}_s| ds\}$$

On pose  $C_e^{t_0} := L_e^f(C_{EE} \vee C_{IE})e^{(L_e^b + f_E(x_0) + 2x_0 L_e^f)t_0}$ , on obtient donc :

$$|\mathbb{E} f_E(X_t^{u,v}) - \mathbb{E} f_E(X_t^{\tilde{u}, \tilde{v}})| \leq C_e^{t_0} \int_0^t \|(u, v) - (\tilde{u}, \tilde{v})\|_{s, \infty} ds$$

Ou encore :

$$\|\Phi_{U,V}^{e,t_0}(u, v) - \Phi_{U,V}^{e,t_0}(\tilde{u}, \tilde{v})\|_{t, \infty} \leq C_e^{t_0} \int_0^t \|(u, v) - (\tilde{u}, \tilde{v})\|_{s, \infty} ds$$

Un calcul similaire montre que :

$$\|\Phi_{U,V}^{i,t_0}(u, v) - \Phi_{U,V}^{i,t_0}(\tilde{u}, \tilde{v})\|_{t, \infty} \leq C_i^{t_0} \int_0^t \|(u, v) - (\tilde{u}, \tilde{v})\|_{s, \infty} ds,$$

où  $C_i^{t_0} := L_i^f(C_{EI} \vee C_{II})e^{(L_i^b + f_I(y_0) + 2y_0 L_i^f)t_0}$ .

Finalement, en posant  $C^{t_0} = C_i^{t_0} \vee C_e^{t_0}$ , on obtient  $\forall t \in [0, t_0]$  :

$$(12) \quad \|\Phi_{U,V}^{t_0}(u, v) - \Phi_{U,V}^{t_0}(\tilde{u}, \tilde{v})\|_{t, \infty} \leq C^{t_0} \int_0^t \|(u, v) - (\tilde{u}, \tilde{v})\|_{s, \infty} ds$$

De (12), il est classique d'en déduire l'existence d'une solution de l'équation (4) jusqu'au temps  $t_0$ . □

### 3.3 Existence et unicité d'une solution en tout temps

On commence par montrer l'unicité.

**Lemme 7.** *Soit  $T > 0$ . Il y a au plus une solution de l'équation (4) sur  $[0, T]$*

*Démonstration.* Soit  $(X_t, Y_t)_{t \in [0, T]}$  et  $(\tilde{X}_t, \tilde{Y}_t)_{t \in [0, T]}$  deux solutions de (4). Le lemme 2 montre que  $\mathbb{E} f_E(X_t)$ ,  $\mathbb{E} f_I(Y_t)$  sont bornés sur  $[0, T]$  par une constante. Comme  $t \mapsto \mathbb{E} f_E(X_t)$  et  $t \mapsto \mathbb{E} f_I(Y_t)$  sont mesurables, on peut appliquer le lemme 3 et montrer que  $(X_t)_{t \in [0, T]}$  et  $(Y_t)_{t \in [0, T]}$  sont à support compact. En appliquant la formule d'Itô, on montre que  $u : t \mapsto \mathbb{E} f_E(X_t)$  est continue sur  $[0, T]$ .

Par le même raisonnement, les applications  $v : t \mapsto \mathbb{E} f_I(Y_t)$ ,  $\tilde{u} : t \mapsto \mathbb{E} f_E(\tilde{X}_t)$  et  $\tilde{v} : t \mapsto \mathbb{E} f_I(\tilde{Y}_t)$  sont continues sur  $[0, T]$  et on pose :

$$U := \|u\|_{T, \infty}, \quad V := \|v\|_{T, \infty}, \quad \tilde{U} := \|\tilde{u}\|_{T, \infty}, \quad \tilde{V} := \|\tilde{v}\|_{T, \infty}$$

On remarque que  $(X_t, Y_t)$  est une solution sur  $[0, T]$  de (7) pour  $(u, v)$ . De même,  $(\tilde{X}_t, \tilde{Y}_t)$  est une solution sur  $[0, T]$  de (7) pour  $(\tilde{u}, \tilde{v})$ .

De plus,  $\Phi_{U,V}^T(u, v) = (u, v)$  et  $\Phi_{U,V}^T(\tilde{u}, \tilde{v}) = (\tilde{u}, \tilde{v})$ . En reprenant la démonstration du lemme 6, on obtient donc  $\forall t \in [0, T]$  :

$$\|(u, v) - (\tilde{u}, \tilde{v})\|_{t, \infty} \leq C^T \int_0^t \|(u, v) - (\tilde{u}, \tilde{v})\|_{s, \infty} ds$$

En appliquant le lemme de Gronwall, on obtient le résultat :

$$\|(u, v) - (\tilde{u}, \tilde{v})\|_{T, \infty} = 0$$

□

Il reste à montrer l'existence d'une solution en tout temps. On a montré que partant de taux de sauts initial  $\mathbb{E} f_E(X_0)$  et  $\mathbb{E} f_I(Y_0)$ , on est capable de construire une solution jusqu'à  $t_0 := \mathcal{T}(\mathbb{E} f_E(X_0), \mathbb{E} f_I(Y_0))$  (lemmes 4 et 5).

On est maintenant armés pour construire une solution sur  $[0, T]$ ,  $T > 0$  quelconque. On construit cette solution pas à pas et on recolle les différents bouts pour construire une solution globale :

$t_0 := 0, i := 0, (X, Y) := (X_0, Y_0)_{t \in [0, T]}$ ;  
**while**  $t_i < T$  **do**  
     $t_{i+1} := t_i + \mathcal{T}(\mathbb{E} f_E(X_{t_i}), \mathbb{E} f_I(Y_{t_i}))$  ;  
     $(\tilde{X}_t, \tilde{Y}_t)_{t \in [0, t_{i+1} - t_i]}$  := solution de l'EDS (4) avec  
     $(\tilde{X}_0, \tilde{Y}_0) := (X_{t_i}, Y_{t_i}), \mathcal{L}((\tilde{X}_0, \tilde{Y}_0)) := \mathcal{L}((X_{t_i}, Y_{t_i}))$ ;  
     $(X_t, Y_t)_{t \in [0, t_{i+1}]}$  :=  $((X_t, Y_t) \mathbb{1}_{\{t \leq t_i\}} + (\tilde{X}_{t-t_i}, \tilde{Y}_{t-t_i}) \mathbb{1}_{\{t_i < t \leq t_{i+1}\}})$  ;  
     $i := i + 1$  ;  
**end**

**Algorithme 1** : Construction du processus  $(X_t)_{t \in [0, T]}$  solution de (4)

A chaque étape, on étend la solution sur un intervalle de temps de longueur :

$$\begin{aligned}
t_{i+1} - t_i &= \mathcal{T}(\mathbb{E} f_E(X_{t_i}), \mathbb{E} f_I(Y_{t_i})) \\
&\geq \mathcal{T}(\mathbb{E} f_E(X_0) + C_E T + AC_{IE} \{\mathbb{E} f_I(Y_0) + \Theta_T + TC_T(\mathbb{E} f_E(X_0))\} T, \mathbb{E} f_I(Y_0) + \Theta_T + TC_T(\mathbb{E} f_E(X_0))) := \Delta T
\end{aligned}$$

On a utilisé ici le lemme 2 ainsi que le fait que  $\mathcal{T}$  soit décroissante par rapport à ses deux variables (lemme 5).

Comme  $\Delta T > 0$  (lemme 5), on en déduit que l'algorithme termine en au plus  $\lceil \frac{T}{\Delta T} \rceil$  étapes.

On vérifie facilement par récurrence sur  $i$  que  $(X_t)_{t \in [0, t_i]}$  est une solution de (4).

Ceci termine la preuve du théorème 1.

## 4 Preuve du théorème 2

On commence par montrer que  $t \mapsto \mathbb{E} f_E(X_t)$  vérifie une inégalité différentielle ordinaire (lemme 7). On comparera ensuite  $\mathbb{E} f_E(X_t)$  avec la solution de l'équation différentielle ordinaire correspondant au cas d'égalité de l'inégalité précédente (lemmes 8 et 9). Ceci prouve la première partie du théorème. La borne sur  $\mathbb{E} f_I(Y_t)$  s'obtient de manière semblable, en "injectant" notre borne obtenue sur  $\mathbb{E} f_E(X_t)$ .

**Lemme 8.**  $t \mapsto \mathbb{E} f_E(X_t)$  est une fonction  $\mathcal{C}^1(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+)$ . De plus, cette fonction vérifie l'inégalité différentielle suivante :

$$\frac{d}{dt} \mathbb{E} f_E(X_t) \leq \frac{1}{2} (\nu_E^2 - \mathbb{E}^2 f_E(X_t)),$$

où  $\nu_E$  est une constante strictement positive, qui ne dépend que de  $b_E, f_E$  et de  $C_{EE}$ .

*Démonstration.* Par la formule d'Itô, on a :

$$\mathbb{E} f_E(X_t) = \mathbb{E} f_E(X_0) + \int_0^t \mathbb{E} f'_E(X_s) b_E(X_s) ds + \int_0^t \mathbb{E} f'_E(X_s) \{C_{EE} \mathbb{E} f_E(X_s) - C_{IE} \mathbb{E} f_I(Y_s)\} ds - \int_0^t \mathbb{E} f_E^2(X_s) ds$$

Soit  $T > 0$ . Sur  $[0, T]$ ,  $(X_s, Y_s)_{s \in [0, T]}$  est à support compact. Donc il existe une constante  $A > 0$  telle que :

$$\forall s \in [0, T] : |\mathbb{E} f'_E(X_s) b_E(X_s)| \leq A, |\mathbb{E} f'_E(X_s) \{C_{EE} \mathbb{E} f_E(X_s) - C_{IE} \mathbb{E} f_I(Y_s)\}| \leq A, |\mathbb{E} f_E^2(X_s)| \leq A$$

Ceci est suffisant pour prouver la continuité de  $t \mapsto \mathbb{E} f_E(X_t)$  sur  $\mathbb{R}_+$ , puisque on a alors :

$$\forall t, t' \in [0, T], |\mathbb{E} f_E(X_{t'}) - \mathbb{E} f_E(X_t)| \leq 3A|t - t'|$$

Par le même raisonnement, on prouve la continuité de  $t \mapsto \mathbb{E} f_I(Y_t)$ ,  $t \mapsto \mathbb{E} f'_E(X_t)$ ,  $t \mapsto \mathbb{E} f_E^2(X_s)$  et de  $t \mapsto \mathbb{E} f_E(X_t) b_E(X_t)$ .

Ceci prouve que  $t \mapsto \mathbb{E} f_E(X_t) \in \mathcal{C}^1(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+)$  et que :

$$\frac{d}{dt} \mathbb{E} f_E(X_t) = \mathbb{E} f'_E(X_t) b_E(X_t) + \mathbb{E} f'_E(X_t) \{C_{EE} \mathbb{E} f_E(X_t) - C_{IE} \mathbb{E} f_I(Y_t)\} - \mathbb{E} f_E^2(X_t)$$

On a donc :

$$\frac{d}{dt} \mathbb{E} f_E(X_t) \leq \mathbb{E} f'_E(X_t) |b_E(X_t)| + C_{EE} \mathbb{E} f'_E(X_t) \mathbb{E} f_E(X_t) - \mathbb{E} f_E^2(X_t)$$

En reprenant la preuve du lemme 1, on montre exactement de la même manière qu'il existe une constante  $\nu_E$  telle que :

$$\mathbb{E} f'_E(X_t) |b_E(X_t)| + C_{EE} \mathbb{E} f'_E(X_t) \mathbb{E} f_E(X_t) - \frac{1}{2} \mathbb{E} f_E^2(X_t) \leq \frac{1}{2} \nu_E^2$$

Comme dans le lemme 1, cette constante  $\nu_E$  ne dépend que de  $b_E$ ,  $f_E$  et  $C_{EE}$ .  
Finalement, on a :

$$\frac{d}{dt} \mathbb{E} f_E(X_t) \leq \frac{1}{2} \nu_E^2 - \frac{1}{2} \mathbb{E} f_E^2(X_t)$$

En appliquant Cauchy-Schwarz on obtient bien l'inégalité différentielle annoncée.  $\square$

**Lemme 9.** Soit  $x_0 \in \mathbb{R}_+$ . L'EDO suivante a une unique solution :

$$\dot{x} = \frac{1}{2}(\nu_E^2 - x^2), \quad x(0) = x_0$$

Cette solution est donnée par :

$$x_t = \begin{cases} \nu_E \frac{e^{\nu_E t} - A}{e^{\nu_E t} + A} & \text{si } x_0 < \nu_E \\ \nu_E & \text{si } x_0 = \nu_E \\ \nu_E \frac{e^{\nu_E t} + A}{e^{\nu_E t} - A} & \text{si } x_0 > \nu_E \end{cases}$$

La valeur de la constante  $A$  est déterminée par la condition initiale  $x_0$ .

*Démonstration.* Un simple calcul montre que l'expression proposée est bien une solution. L'unicité est une conséquence du lemme suivant.  $\square$

**Lemme 10.** Soit  $y \in \mathcal{C}^1(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+)$  telle que :

$$\dot{y} \leq \frac{1}{2}(\nu_E^2 - y^2), \quad y(0) = x_0$$

Alors on a  $\forall t \geq 0$ ,  $y(t) \leq x(t)$ , où  $x$  est la solution de l'EDO du lemme 8.

*Démonstration.* Soit  $z_t := y_t - x_t$ . On a  $z_0 = 0$ . Supposons par l'absurde qu'il existe  $r > 0$  tel que  $z(r) > 0$ . On pose :

$$s = \sup \{t \in [0, r] : z_t = 0\}$$

La continuité de  $z$  entraîne que  $z_s = 0$ . Puisque  $z_r > 0$ , on a :

$$0 \leq s < r.$$

De plus  $z$  est positive sur  $[s, r]$  (par définition de  $s$ ). Donc  $\forall t \in [s, r]$  :

$$\dot{z} \leq \frac{1}{2}(x^2 - y^2) = -\frac{1}{2}z.(x + y) \leq 0$$

On a utilisé ici le fait que  $x$  et  $y$  soient toutes deux à valeurs positives. Finalement, on obtient la contradiction suivante :

$$0 = z_s \geq z_r > 0$$

$\square$

En combinant les lemmes 7 et 9, on en déduit que :

$$\mathbb{E} f_E(X_t) \leq x_t,$$

où  $x$  est la solution de l'EDO du lemme 8, avec  $x_0 = \mathbb{E} f_E(X_0)$ .

En particulier,  $\mathbb{E} f_E(X_t) \leq \nu_E \vee \mathbb{E} f_E(X_0)$ .

En utilisant cette borne sur l'activité des neurones excitateurs, on montre de façon similaire que l'on peut borner uniformément en temps l'activité des neurones inhibiteurs.

**Lemme 11.**  $t \mapsto \mathbb{E} f_I(Y_t)$  est une fonction  $\mathcal{C}^1(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+)$ . De plus cette fonction vérifie l'inégalité différentielle suivante :

$$\frac{d}{dt} \mathbb{E} f_I(Y_t) \leq \frac{1}{2}(\nu_I^2 - \mathbb{E}^2 f_I(Y_t)),$$

où  $\nu_I$  est une constante qui dépend seulement de  $\nu_E \vee \mathbb{E} f_E(X_0)$ ,  $C_{EI}$ ,  $f_I$  et de  $b_I$ .

*Démonstration.* On prouve que la fonction est  $\mathcal{C}^1$  exactement comme dans le lemme 7. On a alors :

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \mathbb{E} f_I(Y_t) &= \mathbb{E} f'_I(Y_t) b_I(Y_t) + \mathbb{E} f'_I(Y_t) \{C_{EI} \mathbb{E} f_E(X_t) - C_{II} \mathbb{E} f_I(Y_t)\} - \mathbb{E} f_I^2(Y_t) \\ &\leq |E| f'_I(Y_t) |b_I(Y_t)| - \frac{1}{4} \mathbb{E} f_I^2(Y_t) + \mathbb{E} f'_I(Y_t) C_{EI} (\nu_E \vee \mathbb{E} f_E(X_0)) - \frac{1}{4} \mathbb{E} f_I^2(Y_t) - \frac{1}{2} \mathbb{E}^2 f_I(Y_t) \end{aligned}$$

En posant (comme dans le lemme 1)  $a := \sup_{y \geq 0} |f'_I(y) b_I(y)| - \frac{1}{2} f_I^2(y) < \infty$  et

$$b := \sup_{y \geq 0} C_{EI} (\nu_E \vee \mathbb{E} f_E(X_0)) f'_I(y) - \frac{1}{2} f_I^2(y) < \infty$$

en définissant  $\nu_I$  de sorte que :  $\frac{1}{2} \nu_I^2 := a + b$ , on obtient bien l'inégalité annoncée. □

Finalement, en utilisant le lemme 9, on en déduit que :

$$\forall t \geq 0, \mathbb{E} f_I(X_t) \leq \nu_I \vee \mathbb{E} f_I(Y_0)$$

## 5 Quelques simulations numériques

On se propose dans cette dernière partie d'illustrer numériquement ce travail. On simule le système de particules (équation (1)) en utilisant un schéma d'Euler.

Pour ces expériences, on fixe  $N = 4000$  (on a donc 4000 neurones excitateurs et 4000 neurones inhibiteurs),  $b_E(x) = b_I(x) = -x$ . Pour les taux de sauts, on choisit :  $f_E(x) = f_I(x) = \lambda \cdot (x_+)^3$ . Les conditions initiales sont toutes les mêmes :

$$\forall i \in \{1, \dots, N\} : X_0^{i,N} = Y_0^{i,N} = 0.1$$

Les quatre constantes  $C_{EE}, C_{EI}, C_{IE}$  et  $C_{II}$ , ainsi que  $\lambda$  sont choisies spécifiquement pour chacune des expériences.

### 5.1 Oscillations

En choisissant correctement les poids synaptiques  $C_{EE}, C_{EI}, C_{IE}$  et  $C_{II}$ , il est assez facile d'obtenir un comportement périodique des taux de sauts  $t \mapsto \mathbb{E} f_E(X_t)$  et de  $t \mapsto \mathbb{E} f_I(Y_t)$ .

Par exemple, en choisissant  $C_{EE} = C_{EI} = C_{II} = 2$ ,  $C_{IE} = 1.5$  ainsi que  $\lambda = 10$ , on obtient une activité globale suivante (figure 3a). Cette activité oscillante se retrouve de manière nette en traçant l'activité de tous les neurones en fonction du temps (*raster plot*, figure 3c).

En traquant toutes les constantes intervenant dans la preuve du lemme 7, on trouve numériquement :

$$\nu_E = 32.2$$

Ainsi l'activité de la solution de l'équation limite est majorée par 32.2 Hz :

$$\forall t \geq 0, \mathbb{E} f_E(X_t) \leq 32.2$$

C'est une borne qui semble excellente, comparée avec la figure 3a, obtenue en simulant un système de particules avec  $N = 4000$ .

On s'intéresse également au potentiel moyen d'un neurone (excitateur et inhibiteur) au moment ou celui-ci émet un potentiel d'action. Ainsi on s'intéresse aux deux grandeurs suivantes :

$$\theta_t^E = \mathbb{E}[X_{t-} \mathbb{1}_{\{X_{t-} \neq X_t\}}], \quad \theta_t^I = \mathbb{E}[Y_{t-} \mathbb{1}_{\{Y_{t-} \neq Y_t\}}]$$

Dans le cas du modèle intègre-et-tire classique, ces deux grandeurs sont par définition constantes avec le temps :  $\theta_t^E = \theta^E$  et  $\theta_t^I = \theta^I$ . La situation est différente dans notre modèle GIF, comme le montre la figure 3d où l'on a tracé  $t \mapsto \theta_t^E$  et  $t \mapsto \theta_t^I$ .

On observe que  $\theta_t^E$  et  $\theta_t^I$  dépendent fortement de l'activité moyenne du réseau  $\mathbb{E} f_E(X_t)$  et  $\mathbb{E} f_I(X_t)$ .

L'interprétation de ce phénomène est la suivante : lorsque l'activité du réseau est faible ( $\mathbb{E} f_E(X_t)$  "faible"), les potentiels des neurones excitateurs ne croient quasiment pas avec le temps et stagnent à une valeur "faible". Suivons le potentiel de l'un de ces neurones. Au bout d'un certain temps (long), le neurone va finir par émettre un potentiel d'action : en effet, la probabilité que le neurone émette un potentiel d'action entre  $t$  et  $t + dt$  est strictement positive dès que le potentiel en question est strictement positif, et cela même si le potentiel du neurone est faible. Le potentiel du neurone au moment où celui-ci émet un potentiel d'action sera ainsi vraisemblablement peu important.

Au contraire, lorsque l'activité du réseau est importante ( $\mathbb{E} f_E(X_t)$  "grand"), les potentiels des neurones croient rapidement sous l'effet de l'activité du réseau et les potentiels moyens des neurones au moment où ceux-ci émettent un potentiel d'action se trouvent être importants.

Cette interprétation permet de comprendre pourquoi  $t \mapsto \theta_t^E$  et  $t \mapsto \theta_t^I$  oscillent en même temps que  $t \mapsto \mathbb{E} f_E(X_t)$  et de  $t \mapsto \mathbb{E} f_I(Y_t)$  (figure 3d).

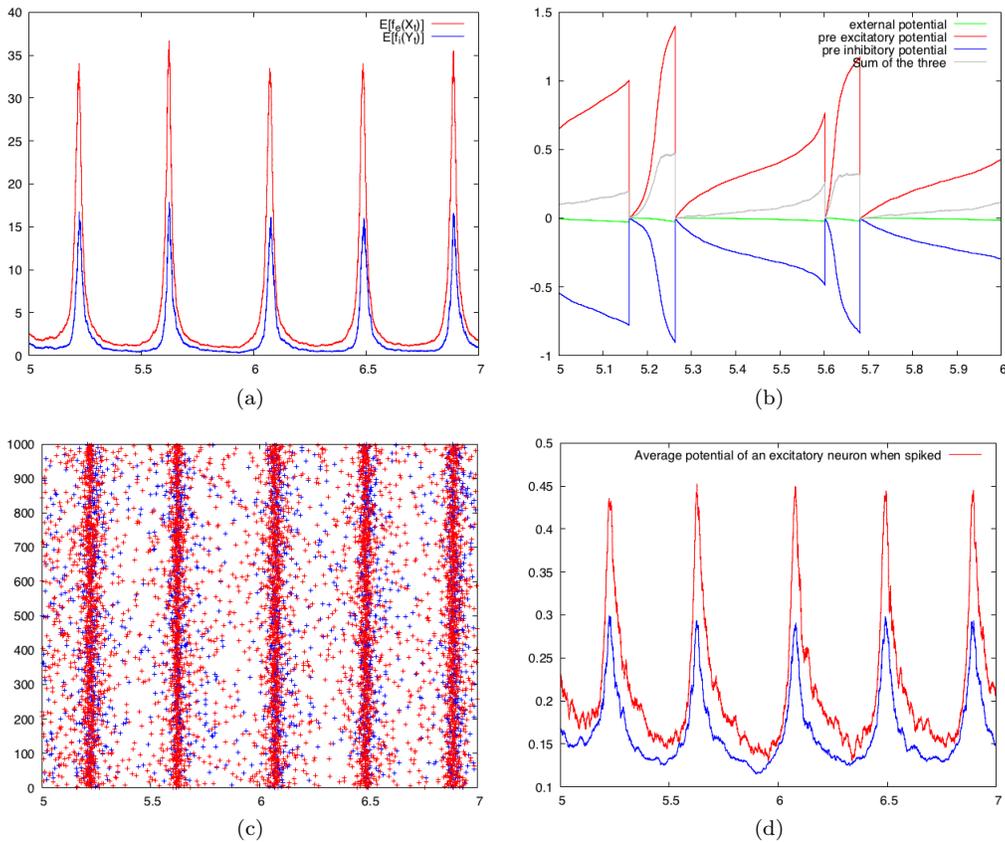


FIGURE 3 – En haut à gauche, on trace le nombre moyen de potentiels d'action émit par le réseau en fonction du temps (en rouge pour les excitateurs, en bleu pour les inhibiteurs). On trouve bien une activité périodique, de période  $4.5Hz$ . En bas à gauche, on trace la *raster plot* correspondant : il s'agit de l'activité des neurones en fonction de temps (une croix par potentiel d'action par neurone). En haut à droite, on suit le potentiel d'un neurone en fonction du temps, ainsi que les contributions des courants externes (courants pre-synaptiques inhibiteurs, courant post-synaptiques excitateurs, courant du au drift  $b_E$ ). On remarque (et c'est très important) que le réseau est principalement dirigé par les courants pre-synaptiques, et non par le courant externe dû à  $b_E$ . Enfin, en bas à droite on regarde quel est le potentiel moyen d'un neurone (excitateur en rouge, inhibiteur en bleu) au moment ou celui-ci émet un potentiel d'action.

## 5.2 Convergence vers une distribution invariante des potentiels

Pour d'autres valeurs de paramètres, par exemple  $C_{EE} = C_{II} = 1$ ,  $C_{EI} = 2$ ,  $C_{IE} = 0.3$  ainsi que  $\lambda = 6$  on observe une stabilisation du réseau en temps grand. Ainsi les fonctions  $t \mapsto \mathbb{E} f_E(X_t)$  et  $t \mapsto \mathbb{E} f_I(Y_t)$  semblent toutes deux converger vers deux constantes (figure 4a). La loi de  $X_t^{1,N}$  et la loi de  $Y_t^{1,N}$  semblent également converger vers deux distributions invariantes. Ceci rejoint l'étude mathématique en temps long effectuée dans [Fournier and Löcherbach, 2016], dans un cadre différent (en particulier, purement excitateur).

$\theta_t^E := \mathbb{E}[X_{t-} \mathbb{1}_{\{X_{t-} \neq X_t\}}]$  et  $\theta_t^I := \mathbb{E}[Y_{t-} \mathbb{1}_{\{Y_{t-} \neq Y_t\}}]$  convergent également tous les deux vers deux constantes lorsque  $t$  tend vers l'infini : dans le cas où les paramètres sont tels que  $(X_t)_{t \leq 0}$  et  $(Y_t)_{t \leq 0}$  convergent tous les deux vers une distribution invariante, le modèle se rapproche du modèle "intègre-et tir" classique avec seuil de décharge fixe : ici c'est l'espérance du seuil de décharge qui devient fixe en temps long.

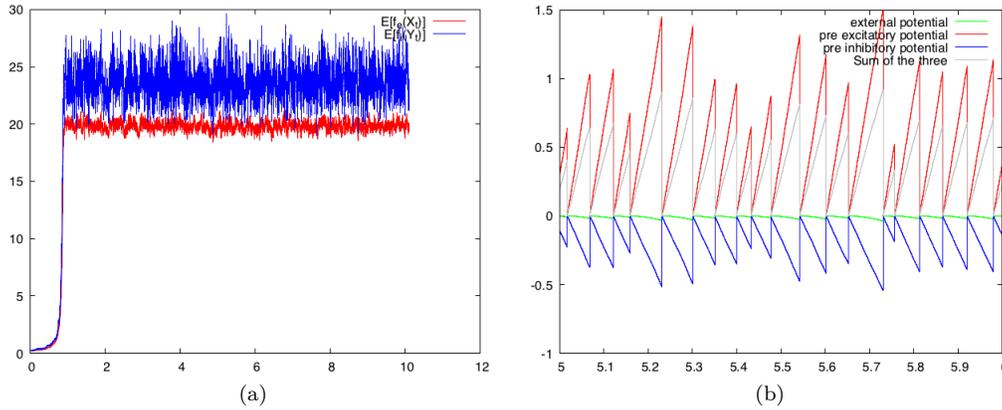


FIGURE 4 – A gauche, le nombre moyen de potentiels d'actions émis par unité de temps par les neurones inhibiteurs (en bleu) et excitateurs (en rouge). Il faut un certain temps au réseau pour "démarrer" puis il semble que  $\mathbb{E} f_E(X_t)$  et  $\mathbb{E} f_I(Y_t)$  convergent lorsque  $t \rightarrow +\infty$ , respectivement vers  $20Hz$  et  $23Hz$ .

## 5.3 Taux de sauts non monotones

On se propose enfin d'étudier numériquement le comportement du système limite lorsque les fonctions de taux de sauts  $f_E$  et  $f_I$  ne sont pas croissantes.

Dans cette situation le théorème 1 s'applique, mais pas le théorème 2.

On définit  $f_E$  et  $f_I$  de la façon suivante :

$$\forall x \in \mathbb{R}, f_E(x) = f_I(x) = \lambda \cdot G(x) \left[ e^{-\left(\frac{x-1/2}{0.1}\right)^2} + (x-1)^4 \mathbb{1}_{\{x \geq 1\}} \right]$$

Ainsi,  $f_E$  et  $f_I$  présentent un maximum local en  $x = 1/2$ , puis tendent vers l'infini comme  $(x-1)^4$  lorsque  $x$  tends vers l'infini.

La fonction  $G$  est un noyau qui permet de rendre  $f_E$  et  $f_I$  suffisamment régulières :

$$f_E, f_I \in C^1(\mathbb{R}, \mathbb{R}_+)$$

On choisit ici :

$$\forall x \in \mathbb{R}, G(x) = \mathbb{1}_{\{x \geq 0\}} \cdot \arctan(10x)^2 \cdot \arctan(10(x-1))^2,$$

de sorte que  $G(x) = 0$  si  $x < 0$  et que  $G(0) = G'(0) = G(1) = G'(1) = 0$ .

Le profil de  $f_E$  et de  $f_I$  est tracé figure 5a. Le maximum local en  $x = 0.5$  étant étroit, on peut s'attendre à ce que lorsqu'un neurone émet un potentiel d'action, son potentiel au moment du spike est soit de l'ordre de 0.5, soit de l'ordre de 2.0.

Pour simuler le système de particules, toujours avec  $N = 4000$ , on choisit  $C_{EE} = 4$ ,  $C_{IE} = 2.5$ ,  $C_{EI} = C_{II} = 3$ . On choisit également  $\lambda = 20$ ,  $b_E(x) = b_I(x) = -x/3$ . De plus,  $\forall i \in \{1, \dots, N\} : X_0^{i,N} = Y_0^{i,N} = 0.9$ .

Comme en section 3.1, les taux de sauts  $t \mapsto \mathbb{E} f_E(X_t)$  et  $t \mapsto \mathbb{E} f_I(Y_t)$  présentent un comportement oscillatoire (figure 5b), mais les oscillations sont bien plus marquées, comme le montre la figure 5c : une

fraction importante des neurones se synchronisent et émettent des potentiels d'action quasiment au même moment.

Dans cette configuration, il est très intéressant de suivre le potentiel moyen d'un neurone au moment où celui-ci émet un potentiel d'action. Comme en section 5.1, on trace donc  $\theta_t^E := \mathbb{E}[X_{t-} \mathbb{1}_{\{X_{t-} \neq X_t\}}]$  et  $\theta_t^I := \mathbb{E}[Y_{t-} \mathbb{1}_{\{Y_{t-} \neq Y_t\}}]$  en fonction du temps (figure 5d). On remarque que le potentiel moyen des neurones au moment d'un spike évolue avec le temps et "saute" brutalement entre les valeurs 0.5 et 2.0 au même rythme que l'activité globale des neurones, qui oscille. Ces "sauts" sont particulièrement bien visibles pour les neurones inhibiteurs (courbe bleue, figure 5d). Ils s'expliquent d'une part par le choix de  $f_E$  et de  $f_I$  qui "imposent" deux valeurs possibles pour le potentiel d'un neurone au moment où celui-ci émet un potentiel d'action (soit de l'ordre de 0.5, soit de l'ordre de 2) et d'autre part par le fait que  $\theta_t^E$  et  $\theta_t^I$  dépendent de manière croissante de l'activité globale du réseau  $\mathbb{E} f_E(X_t)$ , comme expliqué section 5.1.

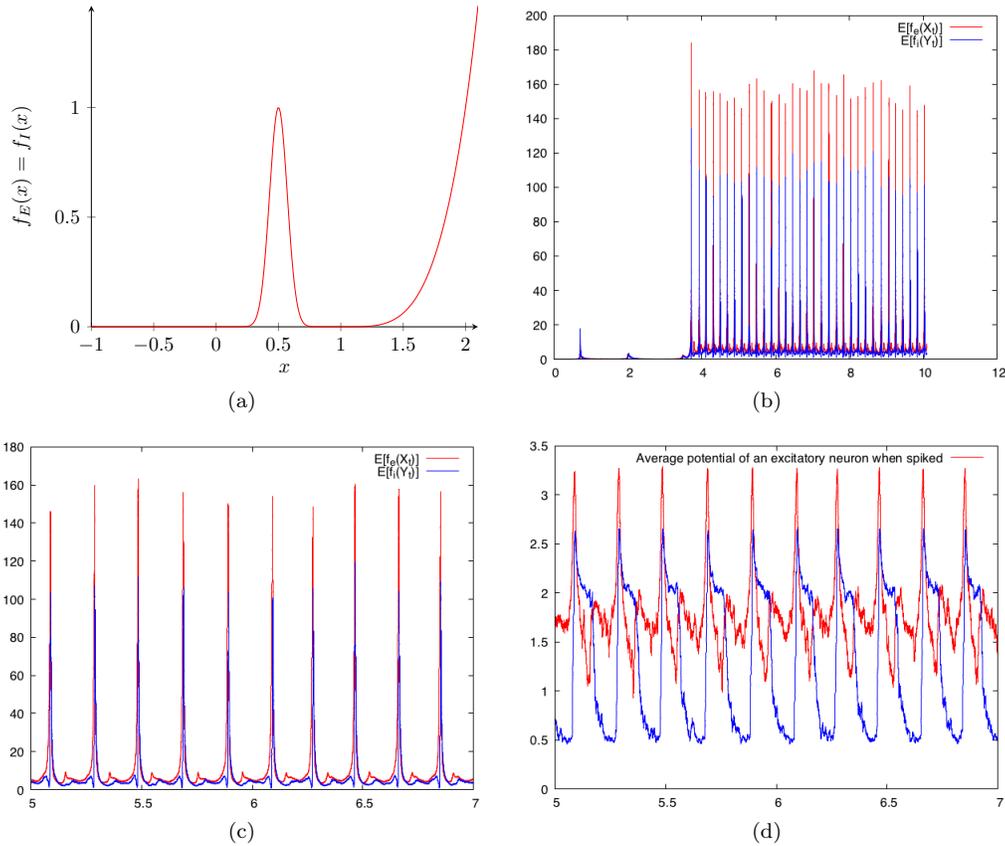


FIGURE 5 – En haut à gauche, on a tracé le graphe des fonctions de taux de saut  $f_E$  et  $f_I$ . En haut à droite, on trace l'activité du réseau  $\mathbb{E} f_E(X_t)$  et  $\mathbb{E} f_I(Y_t)$  en fonction du temps. On remarque qu'à partir de 4 secondes des oscillations apparaissent. En bas à gauche, on zoom sur la figure précédente (b), entre 5 et 7 secondes. On remarque que les oscillations sont très franches; plus marquées par exemple que dans la figure 3a. Enfin, en bas à droite, on trace le potentiel moyen des neurones au moment où ceux-ci émettent un potentiel d'action (en rouge pour les excitateurs, en bleu pour les inhibiteurs).

## 6 Perspectives

On a étudié rigoureusement un modèle de neurones en interactions, comprenant des neurones excitateurs et des neurones inhibiteurs. Les résultats obtenus permettent de saisir les différences entre ce modèle intègre-et-tire généralisé (GIF) et le modèle intègre-et-tire classique. Dans le modèle intègre-et-tire classique purement exciteur, il peut ne pas avoir de solution en tout temps à l'équation non-linéaire (voir [Delarue et al., 2015]).

Dans notre cas, la solution existe toujours. De plus nous sommes capables de contrôler en temps long l'activité excitatrice et inhibitrice du réseau par des constantes que l'on peut calculer explicitement. En comparant avec les activités des neurones obtenues par simulations numériques du système de particules, on observe que ces constantes théoriques s'avèrent assez bonnes.

En prenant  $C_{EI} = C_{IE} = C_{II} = 0$  on retrouve le modèle de [De Masi et al., 2015]. Dans ce cas notre théorème 1 d'existence et d'unicité était déjà connu dans le cadre d'un terme de dérive de la forme (2) : nous n'améliorons pas les résultats obtenus dans cette situation. En particulier nous travaillons avec des conditions initiales à support compact, alors que [Fournier and Löcherbach, 2016] sont capables de supprimer cette condition sur le support de la loi initiale.

Ce travail est le premier à étendre le modèle de [De Masi et al., 2015] à un cadre excitateurs et inhibiteurs. Il serait très intéressant de démontrer la propagation du chaos dans ce cadre, pour le système de particules (1), composé de deux types de neurones différents.

A mon sens, l'avantage d'avoir des neurones excitateurs et inhibiteurs est que le réseau présente une richesse de fonctionnement bien plus large que dans un cadre purement exciteur. Il est ainsi aisé d'obtenir des activités oscillantes comme nous l'avons vu numériquement. Il serait intéressant d'expliquer mathématiquement l'origine de ces oscillations.

Dans un cadre purement exciteur, il est connu qu'on puisse faire osciller l'activité des neurones, comme étudié dans [Drogoul and Veltz, 2017]. Cependant, les conditions d'oscillations sont très délicates à réunir et il semble bien plus facile de faire osciller ce modèle excitateurs/inhibiteurs.

Il reste encore beaucoup à faire pour l'analyse en temps long des trajectoires du modèle, y compris dans le cas purement exciteur. Ces études s'avèrent très délicates, car très sensibles aux choix des termes de dérivées  $b_E$  et  $b_I$  et aux poids synaptiques  $C_{EE}$ ,  $C_{EI}$ ,  $C_{IE}$  et  $C_{II}$ .

Ajouter un terme de diffusion brownienne au modèle serait également très intéressant. Je ne sais pas à quel point il est facile d'adapter la preuve du théorème 1 à ce cas, car avec une diffusion brownienne, les trajectoires ne sont plus à support compact. Un terme brownien aurait l'avantage de créer de la densité pour les lois de  $X_t$  et de  $Y_t$ , y compris lorsque les conditions initiales sont des masses de Dirac.

Enfin, il serait très intéressant de chercher un critère générale sur  $f_E$  et  $f_I$  les fonctions de taux de sauts pour avoir l'existence et l'unicité d'une solution en tout temps à l'équation limite. Nous avons construit la preuve du théorème 1 avec en tête  $f_E(x) = x^p$  et  $f_I(x) = x^{p'}$ , pour  $p, p' > 1$ . Il serait intéressant de voir à quel point on peut généraliser le théorème 1 sur  $f_E$  et  $f_I$ . Par exemple, qu'en est-il des fonctions qui explosent en temps fini, comme :

$$\forall x < 1, f(x) = \frac{1}{1-x} ?$$

Dans ce cas, a-t-on existence et unicité d'une solution de l'équation limite en tout temps, ou bien, comme dans le modèle intègre-et-tire classique correspondant à  $f(x) = +\infty \mathbb{1}_{x \geq 1}$ , y a-t-il une explosion possible en temps fini ?

Ces questions me semblent très importantes pour comprendre les liens entre le modèle à taux de sauts étudié ici et le modèle intègre-et-tire étudié dans [Delarue et al., 2015].

## 7 Annexe : processus de Poisson non-homogène

Dans cette partie, on fait le lien entre les processus de Poisson non homogènes en dimension 1 et les mesures ponctuelles de Poisson homogène en dimension 2.

**Definition 2.** On se donne  $f \in \mathcal{C}(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+)$ . Soit  $(N_t)_{t \geq 0}$  un processus càdlàg adapté à valeur dans les entiers naturels. On dit que  $(N_t)_{t \geq 0}$  est un processus de Poisson non homogène d'intensité  $f$  si les deux conditions suivantes sont vérifiées :

1.  $\forall k \in \mathbb{N}, \forall 0 \leq s \leq t, \mathbb{P}(N_t - N_s = k) = \frac{(\Lambda_s^t)^k}{k!} \exp(-\Lambda_s^t)$ , avec  $\Lambda_s^t = \int_s^t f(u) du$
2.  $(N_t)_{t \geq 0}$  est à accroissements indépendants, c'est-à-dire :

$$\forall n, \forall 0 \leq t_1 < \dots < t_n, N_{t_2} - N_{t_1}, \dots, N_{t_n} - N_{t_{n-1}} \text{ sont indépendants}$$

**Remarque :** la loi de  $(N_t)_{t \geq 0}$  est bien définie par les deux conditions de la définition car  $\mathbb{P}(N_{t_1} = k_1, \dots, N_{t_n} = k_n)$  est bien donnée à partir des conditions 1 et 2.

**Théoreme 3.** Soit  $f \in \mathcal{C}(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+)$  et  $N$  une mesure ponctuelle de Poisson sur  $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+$ , d'intensité  $dsdz$ . Alors le processus  $(M_t)_{t \geq 0}$  défini par :

$$M_t := \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbb{1}_{\{z \leq f(s)\}} N(ds, dz)$$

est un processus de Poisson non homogène d'intensité  $f$ .

*Démonstration.* On doit vérifier les conditions 1 et 2 de la définition 2. Le point 2 s'obtient facilement à partir de la définition des processus ponctuels de Poissons. En effet,  $\forall n, \forall 0 \leq t_1 < \dots < t_n$ , les ensembles  $\{(u, z) \in \mathbb{R}_+^2 : u \in ]t_i, t_{i+1}], z \leq f(u)\}$  sont deux à deux disjoints et l'indépendance s'en suit.

Il reste à vérifier la condition 1. Soit donc  $0 \leq s \leq t$ . On commence par montrer le résultat lorsque  $f$  s'écrit sous la forme :

$$(13) \quad \forall u \in [s, t], f(u) = \sum_{k=1}^N a_k \mathbb{1}_{A_k}(u),$$

où les  $A_k$  sont des boréliens de  $\mathbb{R}_+$  deux à deux disjoints et les  $a_k$  sont des constantes positives.

Dans ce cas,  $M_t - M_s$  se réécrit de la façon suivante :

$$M_t - M_s = \sum_{k=1}^N \int_{\mathbb{R}_+^2} \mathbb{1}_{\{u \in [s, t] \cap A_k\}} \mathbb{1}_{\{z \leq a_k\}} N(du, dz)$$

Ainsi,  $M_t - M_s$  s'écrit comme une somme de  $N$  variables aléatoires indépendantes, qui suivent chacune une loi de Poisson de paramètre :

$$\int_s^t a_k \mathbb{1}_{A_k}(u) du$$

Comme la somme de variables aléatoires indépendantes de loi de Poisson est encore de loi de Poisson, d'intensité la somme des intensités, on obtient que  $M_t - M_s$  suit une loi de Poisson d'intensité :

$$\sum_{k=1}^N \int_s^t a_k \mathbb{1}_{A_k}(u) du = \int_s^t f(u) du.$$

Ceci prouve le point 1 lorsque  $f$  est simple, c'est-à-dire de la forme (13).

Pour  $f$  continue quelconque, on utilise un théorème d'approximation. Pour  $\epsilon > 0$  fixé, on peut encadrer  $f$  sur  $[s, t]$  par  $f_*$  et  $f^*$ , toutes les deux simples, de sortes que :  $\forall u \in [s, t], f^*(u) - f_*(u) < \epsilon$ .

En posant  $M_t^* = \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbb{1}_{\{z \leq f^*(s)\}} N(ds, dz)$  et  $M_{*t} = \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbb{1}_{\{z \leq f_*(s)\}} N(ds, dz)$ , on remarque que l'on a toujours :

$$M_{*t} - M_{*s} \leq M_t - M_s \leq M_t^* - M_s^*$$

On a donc pour tout  $k \in \mathbb{N}$  :

$$\mathbb{P}(M_{*t} - M_{*s} \geq k) \leq \mathbb{P}(M_t - M_s \geq k) \leq \mathbb{P}(M_t^* - M_s^* \geq k)$$

Les deux probabilités à gauche et à droite sont connues de manière explicite par le point 1 ( $f_*$  et  $f^*$ , toutes les deux simples). En faisant tendre  $\epsilon$  vers 0, on montre ainsi que

$$\mathbb{P}(M_t - M_s \geq k) = \sum_{p \geq k} \frac{(\Lambda_s^t)^p}{p!} \exp(-\Lambda_s^t),$$

avec  $\Lambda_s^t = \int_s^t f(s) ds$ , ce qui clôt la démonstration. □

## Références

- [Cáceres et al., 2011] Cáceres, M. J., Carrillo, J. A., and Perthame, B. (2011). Analysis of nonlinear noisy integrate & fire neuron models : blow-up and steady states. *The Journal of Mathematical Neuroscience*, 1(1) :7.
- [De Masi et al., 2015] De Masi, A., Galves, A., Löcherbach, E., and Presutti, E. (2015). Hydrodynamic Limit for Interacting Neurons. *Journal of Statistical Physics*, 158(4) :866–902.
- [Delarue et al., 2015] Delarue, F., Inglis, J., Rubenthaler, S., and Tanré, E. (2015). Global solvability of a networked integrate-and-fire model of McKean–Vlasov type. *The Annals of Applied Probability*, 25(4) :2096–2133.
- [Drogoul and Veltz, 2017] Drogoul, A. and Veltz, R. (2017). Hopf bifurcation in a nonlocal nonlinear transport equation stemming from stochastic neural dynamics. *Chaos : An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*, 27(2) :021101.
- [Fournier and Löcherbach, 2016] Fournier, N. and Löcherbach, E. (2016). On a toy model of interacting neurons. *Annales de l’Institut Henri Poincaré, Probabilités et Statistiques*, 52(4) :1844–1876.
- [Hodgkin and Huxley, 1952] Hodgkin, A. L. and Huxley, A. F. (1952). A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *The Journal of physiology*, 117(4) :500–544.
- [Markram et al., 2004] Markram, H., Toledo-Rodriguez, M., Wang, Y., Gupta, A., Silberberg, G., and Wu, C. (2004). Interneurons of the neocortical inhibitory system. *Nature Reviews Neuroscience*, 5(10) :793–807.
- [Schwalger et al., 2017] Schwalger, T., Deger, M., and Gerstner, W. (2017). Towards a theory of cortical columns : From spiking neurons to interacting neural populations of finite size. *PLOS Computational Biology*, 13(4) :e1005507.
- [Sznitman, 1991] Sznitman, A.-S. (1991). Topics in propagation of chaos. *Ecole d’été de probabilités de Saint-Flour XIX—1989*, pages 165–251.